N:400.22

Dr. C. M. Wenyon

Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.

Von

Prof. Richard Hertwig (München).

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt".
Bd. XXXII. Nr. 1 bis 3, ausgegeben vom 20. Januar bis 20. März 1912.

LEIPZIG.
Verlag von Georg Thieme.
1912.

30724977

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No. QS

22900287205

Med
K7732

aus dem „Biologischen Centralblatt".
Bd. XXXII. Nr. 1. 20. Januar 1912.

Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.

Von Prof. Richard Hertwig (München).

Mit 7 Figuren.

Nachdem jahrzehntelang die Beantwortung der Frage nach den Faktoren, welche das Geschlecht bestimmen sowohl im Tier- wie auch im Pflanzenreich trotz eifriger Bemühungen auf unüberwindliche Schwierigkeiten gestoßen war, sind in den beiden letzten Jahrzehnten, besonders in dem letzten so gewaltige Fortschritte erzielt worden, dass es sich empfiehlt, eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten Resultate an dieser Stelle zu geben. Wenn dieselbe sich auch hauptsächlich mit den Arbeiten beschäftigen wird, welche das Tierreich behandeln, so mögen doch auch anhangsweise die Resultate der Botaniker kurze Berücksichtigung finden.

Die Fortschritte, welche erzielt wurden, verdanken wir zum Teil der mikroskopischen Beobachtung, zum Teil dem Experiment. Wir wollen mit den ersteren beginnen.

I. Die Lehre von den geschlechtsbestimmenden Chromosomen.

Von großer Bedeutung war der Nachweis von zweierlei Spermatozoen, von denen die einen das männliche, die anderen das weibliche Geschlecht erzeugen. Die Unterschiede lassen sich wenigstens

mit den uns zur Zeit zu Gebote stehenden Hilfsmitteln bei den reifen Spermatozoen nicht erkennen, treten aber während der Reifeteilungen zutage. Gewisse, die Unterschiede vorbereitende Erscheinungen können sogar, wenn auch nicht in allen Fällen, bis in die Zeit der Spermatogonien zurückverfolgt werden. Um die Unterschiede klar zu machen, muss ich ganz kurz die wichtigsten Punkte der Reifeteilungen und einige weitere für uns bedeutungsvolle Ergebnisse der experimentellen Entwickelungsgeschichte vorausschicken.

Bekanntlich zeichnen sich die Reifeteilungen der Geschlechtszellen und so auch der Spermatiden oder Samenzellen dadurch aus, dass man nur halb so viel Chromosomen zählt, als man sie sonst bei den Zellteilungen der betreffenden Tierart — sowohl bei den Teilungen der somatischen Zellen, als auch der Ovogonien und Spermatogonien — beobachtet. Diese „Reduktion" der Chromosomenzahl bei den reifenden Geschlechtszellen ist Ursache, dass bei der Befruchtung die beiden Geschlechtskerne, der Ei- und Samenkern, nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl besitzen und dass durch ihre Vereinigung die Normalzahl wieder hergestellt wird. Man kann dieses fundamental wichtige Verhältnis der Chromosomenzahlen auch anders ausdrücken, wie es von den Botanikern aus später zu erörternden Gründen geschieht, und die Chromosomenzahl der Geschlechtskerne als die Norm betrachten und von einer durch die Befruchtung bewirkten Verdoppelung der normalen Zahl sprechen. Der reduzierte Geschlechtskern wird dann als haploid, der durch Vereinigung der Geschlechtskerne entstandene Furchungskern und seine Abkömmlinge, die Kerne der Körperzellen als diploid bezeichnet. Diploide Kerne besitzen auch die Geschlechtszellen bis zu dem Zeitpunkt, auf welchem die Reifung beginnt, d. h. die Spermatogonien und Oogonien in der Zeit ihrer Vermehrung, während deren sie sich wenigstens in dieser Hinsicht ganz wie Körperzellen verhalten.

Wir wissen nun, dass ein Ei sich mit einem haploiden Kern ganz normal entwickeln kann. Dieser Fall tritt sowohl bei der künstlichen Parthenogenesis, als auch bei der sogen. Merogonie ein. Von künstlicher Parthenogenesis sprechen wir, wenn ein Ei, z. B. das Ei eines Seeigels, sich ohne Befruchtung, angeregt durch äußere Einflüsse der verschiedensten Natur, unter denen chemische Bewirkungen an erster Stelle zu nennen sind, zu teilen beginnt und einen, soweit wir zur Zeit urteilen können, normalen Organismus liefert. In diesem Fall entwickelt sich das Ei nur mit dem Eikern. Das Gegenstück hierzu liefert die Merogonie, die Entwickelung eines seines Eikerns beraubten Eies, dem durch Befruchtung ein Samenkern zugeführt wurde. Hier entwickelt sich das Ei ebenfalls in normaler Weise, diesmal aber nur mit dem Samenkern. Da nun Teilung und Wachstum einer jeden Zelle und so auch des Eies

und seiner Abkömmlinge, der Furchungskugeln, auf dem Zusammenwirken von Kern und Protoplasma beruht, da ferner dieses Zusammenwirken in vollkommen ausreichender Weise von einem haploiden Kern geleistet wird, ist der diploide Kern in physiologischem Sinn ein Doppelkern, d h. was der Kern der Zelle leisten soll, wird doppelt geleistet einmal durch den Samenkern, das andere mal durch den Eikern. Man hat diesen Gedankengang in der Weise ausgedrückt, dass der Furchungskern nicht nur zweimal soviel Chromosomen enthält als jeder einzelne Geschlechtskern, sondern ein doppeltes Sortiment von Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches d. h. ein Sortiment, welches die väterlichen, ein zweites Sortiment, welches die mütterlichen Eigenschaften überträgt. Die Rückkehr des diploiden Kerns zum haploiden, die Reduktion der Chromosomenzahl, deutet man durch die auf vielerlei Beobachtungen gestützte Annahme, dass das mütterliche und das väterliche Sortiment, welche bis dahin getrennt nebeneinander hergingen, nunmehr zur Vereinigung gelangen und zwar in der Weise, dass jedesmal korrespondierende väterliche und mütterliche Chromosomen sich miteinander verbinden (Konjugation der Chromosomen). Durch diese Vereinigung werden aus den einfachen oder univalenten Chromosomen Doppelchromosomen oder bivalente Chromosomen gebildet werden.

Unter den Beweisen, welche für die Lehre von der „Konjugation der Chromosomen“ ins Feld geführt werden, steht in erster Linie der Beweis, welcher sich auf den in vielen Fällen gelungenen Nachweis der Verschiedengestaltigkeit der Chromosomen stützt, aus welcher man auf ihre physiologische Verschiedenartigkeit, ihre verschiedene Bedeutung für die Bildung der Organe, geschlossen hat. Es kommt vor, dass die Chromosomen innerhalb eines haploiden Kernes sich durch Größe und Gestalt nicht unwesentlich voneinander unterscheiden. Dann kehren, wenn wir zunächst von den sogleich zu besprechenden „Heterochromosomen“ und „Idiochromosomen“ absehen, den Trägern der sexuellen Differenz der Kerne, die gleichen Größenunterschiede im Eikern und im Samenkern wieder. Im diploiden Kern, welcher aus Vereinigung von Ei und Samenkern entstanden ist und durch Teilung auf alle Körperzellen und alle Spermatogonien und Ovogonien übertragen wird, findet man jede spezifische Chromosomengestalt und -größe in mindestens zwei Exemplaren wieder (Fig. 1). Wenn man nun weiter feststellt, dass in den Ovocyten und Spermatocyten immer wieder der haploide Zustand hergestellt wird und zwar in der Weise, dass jedes Chromosomenpaar des diploiden Kerns durch ein einfaches Chromosom des haploiden Kerns vertreten wird, so lässt sich nicht verkennen, dass alle diese Tatsachen der Lehre von der Konjugation der Chromosomen, genauer gesagt der Konjugation der korrespon-

dierenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen ein hohes Maß von Wahrscheinlichkeit verleihen.

An die geschilderten Verhältnisse müssen wir nun anknüpfen, wenn wir den sexuellen Dimorphismus der Spermatozoen erläutern wollen. Derselbe wurde zunächst für Wanzen, später auch für manche Orthopteren und Coleopteren, Dipteren und Odonaten, im ganzen für nahe an hundert Arten festgestellt und später auch bei manchen Spinnen, Tausendfüßern, Würmern und Wirbeltieren wiedergefunden. Die ersten hier einschlägigen Beobachtungen stammen von Henking; sie wurden nach längerer Zeit von Mc Clung wieder aufgegriffen, welcher zuerst die Vermutung aussprach, dass es sich um einen sexuellen Dimorphismus der Spermatozoen handele. Eine Klarstellung erfuhren jedoch die

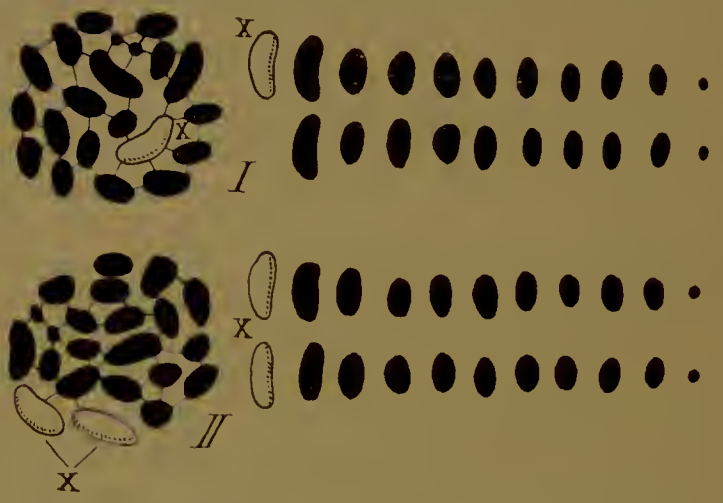

Fig. 1. *Anasa tristis* (nach Wilson). Äquatorialplatte *I* einer Spermatogonienteilung. *II* einer Oogonienteilung, daneben die zugehörigen Chromosomen paarweis gruppiert.

Verhältnisse erst durch Wilson und seine Schüler Payne u. a., denen sich ferner Miss Stevens, Montgomery u. a. anschlossen.

Nach den Untersuchungen der amerikanischen Forscher lässt sich bei den Reifeteilungen der Spermatocyten und Spermatogonien der genannten Insekten vielfach besonders schön erkennen, dass die einzelnen Chromosomen durch Gestalt und Größe voneinander unterschieden sind, und dass in den diploiden Kernen der Spermatogonien die differenten Chromosomen eine paarweise Gruppierung gestatten. Von diesen das gewöhnliche Verhalten zeigenden Chromosomen — sie werden „Autochromosomen“ genannt — unterscheiden sich einige wenige, welche „Heterochromosomen“ oder auch „Idiochromosomen“ genannt werden. Wir wollen im folgenden den Namen „Heterochromosomen“ gebrauchen. Dieselben sind in Fig. 1 wie in allen folgenden Figuren hell ausgespart: sie zeigen bei der Teilung der Spermatogonien das auffallende Verhalten, dass

sie sich auf dem Stadium der Äquatorialplatte nicht wie die Autochromosomen paarweis gruppieren lassen. Dies kann in verschiedener Weise bedingt sein. Ich gehe von dem am leichtesten zu verstehenden Fall aus, welcher zugleich auch am frühesten beobachtet worden ist: in der einen Hälfte der Äquatorialplatte — und zwar, wie sich durch genauere Untersuchung herausgestellt hat, in der Hälfte, welche von der Mutter stammt (dem „mütterlichen Sortiment") — ist ein Chromosom vorhanden, welches in der anderen Hälfte, dem „väterlichen Sortiment", fehlt. Die Gesamtzahl der Chromosomen ist dann eine unpaare; sie beträgt z. B. bei *Anax* 27, bei *Brachystola* und anderen Acridiern, sowie bei *Pyrrhocoris* 23, bei *Anasa*, *Euthoitha*, *Narnia* 21, bei *Protenor* und *Alydus* 13. Das unpaare Chromosom wurde von den amerikanischen Forschern lange Zeit über „odd chromosom", „unpaired chromosom", „monosom", von deutschen Zoologen das „akzessorische Chromosom" genannt. Neuerdings hat Wilson die Bezeichnung x-Chromosom in Vorschlag gebracht, welche ich im folgenden beibehalten werde.

Es ist klar, dass wenn bei der Reifeteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl durch Konjugation korrespondierender (homologer) Chromosomen zu bivalenten Elementen herbeigeführt wird, das x-Chromoson leer ausgehen muss, da ja ein Partner, mit welchem es verschmelzen könnte, fehlt. Dieses außergewöhnliche Verhalten muss auch auf den Verlauf der Reifeteilungen einen Einfluss ausüben. Zwischen der Mehrzahl der Biologen herrscht Übereinstimmung, dass die beiden letzten Teilungen, welche der Fertigstellung der Geschlechtsprodukte sowohl der Eier wie der Spermatozoen vorausgehen und die Reifeteilungen genannt werden, einen verschiedenen Charakter haben. Bei einer Teilung, der Reduktionsteilung, gehen die beiden Stücke des bivalenten Chromosoms, welches aus der Konjugation eines homologen väterlichen und mütterlichen Chromosoms entstanden ist, wieder auseinander; bei der anderen Teilung, der Äquationsteilung, wird das vorhandene Chromosom tatsächlich halbiert. Das besondere Verhalten des x-Chromosoms kann selbstverständlich nur bei der Reduktionsteilung zum Austrag kommen. Da es univalent ist, kann es sich nicht in zwei Paarlinge trennen. Die Folge ist, dass während die Komponenten der Autochromosomen bei der Metakinese auseinander weichen und somit auf die beiden Seitenplatten und im weiteren Verlauf auf die beiden Teilprodukte gleichmäßig verteilt werden, das x-Chromosom ungeteilt nach einem Pol wandert (Fig. 2), so dass nur das eine Teilprodukt das x-Chromoson enthält, das andere leer ausgeht. Da nun bei der Äquationsteilung das x-Chromosom sich wie alle anderen Chromosomen in zwei gleiche Stücke teilt, müssen zum Schluss der Reifeteilungen 4 Spermatiden und später 4 Samenfäden vorhanden sein, von denen 2 das x-Chromosom besitzen, 2 andere dagegen nicht.

Dies lässt sich auch durch direkte Beobachtung feststellen, solange sich die männlichen Samenelemente auf dem Stadium der Spermatiden befinden. Bei *Pyrrhocoris* besitzt demgemäß die eine Hälfte der Spermatiden 12, die andere 11 Chromosomen, desgleichen bei den Acridiern, bei *Anasa* etc. betragen die entsprechenden Zahlen 11 und 10, bei *Protenor* 7 und 6. Wenn die Kerne später zum Kopf des Spermatozoon verklumpen, ist der Unterschied, wie schon oben hervorgehoben wurde, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht mehr nachweisbar. Er würde aber wieder deutlich werden, wenn es gelänge, geeignete Befruchtungsstadien zu beobachten, die Stadien, welche der Verschmelzung der Geschlechtskerne vorausgehen und auf denen dann häufig die Chromosomen, ehe sie sich zu einer einheitlichen Äquatorialplatte einstellen, erkannt und gezählt werden können.

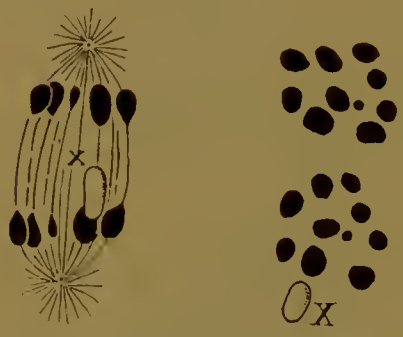

Fig. 2. *Anasa tristis* (nach Wilson). Spermatozoenentwickelung, Anaphase der zweiten Reifeteilung, daneben die beiden Seitenplatten, die eine mit, die andere ohne *x*-Chromosom.

Fig 3. *Euschistus variolarius* (nach Wilson). Spermatozoenentwickelung, zweite Reifeteilung, daneben die beiden Seitenplatten der Anaphase, die eine mit einem *x*-, die andere mit einem *y*-Chromosom

In der Literatur liegen nun nicht wenige Beobachtungen vor, welche im Anschluss an die referierten Insektenbefnnde angestellt wurden und die Existenz von x-Chromosomen in der Spermatogenese und die dadurch bedingte Verschiedenartigkeit der Spermatozoen in anderen Tierabteilungen nachgewiesen haben. Indem ich die den Insekten nahestehenden Myriapoden (Blackmann und Medes) übergehe, nenne ich hier in erster Linie die Untersuchungen Schleip's und Boveri's an *Rhabdonema nigrovenosum* und die Untersuchungen von Gulick an *Heterakis vesicularis*, *H. dispar* und *H. inflexa*, sowie an *Strongylus tenuis* und *Str. paradoxus*. Bei der Spermatogenese der hermaphroditen parasitischen Generation (Schleip), und der getrenntgeschlechtlichen freilebenden Generation (Boveri) von *Rhabdonema*, sowie den genannten *Strongylus*-Arten bilden sich Spermatiden mit 6 und 5 Chromosomen, von denen die ersteren somit durch die Anwesenheit des x-Chromosoms ausgezeichnet sind. Die *Heterakis*-Arten haben in entsprechender Weise 5 oder 4 Chromosomen.

Außer den Nematoden kommen für uns noch die Wirbeltiere in Betracht. Die ersten Beobachtungen hierüber verdanken wir Guyer, welcher beim Haushuhn und dem Perlhuhn die Spermatogenese untersuchte. In beiden Fällen enthalten die Spermatogonien 16 Autochromosome und 1 x-Chromosom. Die Zahl 16 erfährt bei der ersten Spermatocytenteilung eine Reduktion auf 8, in der zweiten eine weitere Reduktion auf 4. Das x-Chromosom zeichnet sich durch bedeutende Größe und durch eine dreilappige Gestalt aus; in den Prophasen ist es öfters in eine zweilappige Partie und ein kleineres Stück zerlegt; bei der ersten Reifeteilung geht es ungeteilt an einen Pol, so dass nur die Hälfte aller Spermatocyten II. Ordnung das x-Chromosom besitzt. Wenn diese Spermatocyten sich teilen, teilt sich auch das x-Chromosom, so dass schließlich zweierlei Spermatiden resultieren, die einen enthalten nur 4 Chromosome (Autochromosome), die anderen 5 (außer den 4 Autochromosomen noch das x-Chromosom). Die bedeutende Größe des x-Chromosoms ist Ursache, dass man die das x-Chromosom enthaltenden Spermatozoen an ihrer auffallenden Größe auch im Reifezustand erkennen kann. Die gleichen Zahlen wie Guyer bei Vögeln, hat Jordan beim *Opossum* gefunden.

Eine deutliche Trennung des x-Chromosoms in ein größeres und kleineres Stück, wie sie bei den Vögeln angedeutet ist, findet sich auch bei manchen Insekten. Bei *Syromastes* (Groß) und *Phylloxera* (Morgan) sind diese beiden Komponenten des x-Chromosoms bei den Teilungen des diploiden Kerns der Spermatogonien getrennt, verkleben aber im haploiden Kern der Spermatocyten. Die gleiche Eigentümlichkeit wird für die Spinne *Agelena naeria* beschrieben (Wallace); sie gewinnt dadurch an Interesse, dass sie nach Guyer's Angaben auch für die Spermatogenese des Menschen gilt. Beim Menschen sind in den Spermatogonien 20 Autochromosomen und 2 x-Chromosomen vorhanden. Die erste Reifeteilung ist eine Reduktionsteilung, bei welcher zweierlei Spermatocyten II. Ordnung resultieren, solche mit 10 Autochromosomen und solche mit 10 Autochrosomen und 2 x-Chromosomen. Da bei der II. Reifeteilung abermals ähnlich wie bei den Vögeln und dem *Opossum* die Zahl der Autochromosomen auf die Hälfte reduziert wird, entstehen Spermatiden mit 5 und 7 Chromosomen (5 Autochromosomen und 2 x-Chromosomen).

Unterschiede in der Spermatogenese analog denen, welche durch das Fehlen oder Vorhandensein des x-Chromosoms veranlasst werden, können nun noch in anderer Weise zustande kommen. Das x-Chromosom kann einen Partner besitzen, welcher sich aber von ihm durch geringere Größe unterscheidet. Wilson nennt dasselbe das y-Chromosom (Fig. 3). Wenn behufs Bildung des haploiden Kerns eine Konjugation der Chromosomen eintritt, verbinden sich das

x- und y-Chromosom untereinander, um bei der Reduktionsteilung wieder auseinanderzuweichen, so dass die eine Hälfte der Spermatiden durch das x-Chromosom, die andere durch das y-Chromosom charakterisiert ist. Auch diese Form der sexuellen Differenzierung der Spermatozoen besitzt eine weite Verbreitung; sie findet sich nicht nur bei einem Teil der Wanzen, sondern auch vielen Käfern (Stevens), manchen Dipteren (Stevens); auch wurde sie ganz neuerdings beim Meerschweinchen aufgefunden.

Eine dritte Möglichkeit ist dadurch gegeben, dass (ebenfalls bei Wanzen) das x-Chromosom nicht einfach ist, sondern durch 2—5 kleinere Chromosomen repräsentiert wird. Diesen steht dann ein y-Chromosom gegenüber (Fig. 4), welches bei *Acholla multispinosa* so groß ist, dass es an Masse den 5 x-Chromosomen gleichkommt, vielleicht

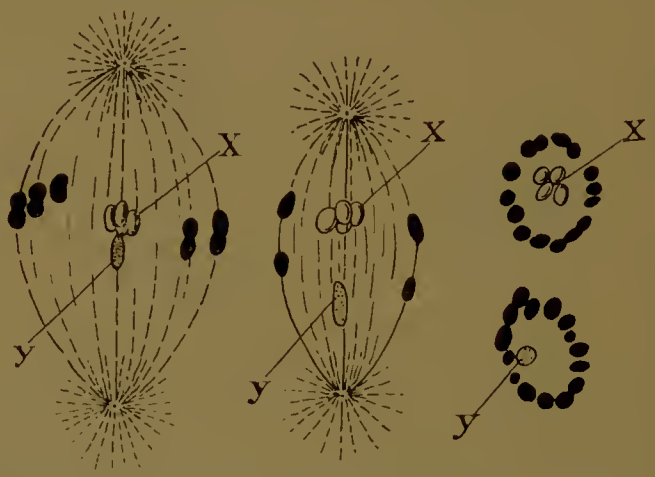

Fig. 4. *Galastocoris oculatus*, Spermatozoenentwickelung (nach Payne), zweite Reifeteilung, Metaphase und Anaphase, die Autochromosomen nur zum Teil dargestellt; daneben die beiden Seitenplatten der Anaphase

ihnen sogar überlegen ist. Eine Konjugation des y-Chromosoms mit den in Mehrzahl vorhandenen x-Chromosomen findet dann nicht statt; wohl treten in der Äquatorialplatte die x- und y-Chromosomen zu einer Gruppe zusammen, verteilen sich aber auf die beiden Pole, ohne untereinander zu verschmelzen.

In der bisherigen Besprechung habe ich ganz unerörtert gelassen, auf welchem Stadium der Samenreife die Differenzierung in zweierlei Spermatozoen erfolgt, in Spermatozoen, welche das x-Element enthalten und solche, welche das betreffende Chromosom gänzlich vermissen lassen oder zum Ersatz dafür das y-Chromosom besitzen. Die Differenzierung erfolgt in der Regel durch die Reduktionsteilung. Ob nun aber die erste oder die zweite Reifeteilung diesen Charakter besitzt, scheint von untergeordnetem Interesse zu sein. Nach den in der Literatur vorliegenden Angaben ist es z. B. bei Orthopteren, Coleopteren, Dipteren, den Nema-

toden, Vögeln und Säugetieren die erste, bei vielen Wanzen dagegen die zweite Reifeteilung. Antochromosomen und Heterochromosomen scheinen sich sogar hierin verschieden verhalten zu können. So gibt z. B. Schleip an, dass bei *Rhabdonema nigrovenosum* die Autochromosomen bei der ersten Teilung die Zahlenreduktion erfahren, während das x-Chromosom sich bei derselben in gleiche Stücke teilt und die Differenzierung erst bei der zweiten Teilung eintritt.

Abgesehen von ihrem Verhalten bei der Reifeteilung besitzen die Heterochromosomen noch weitere Eigentümlichkeiten, durch welche sie sich von den Autochromosomen unterscheiden. Dieselben kommen zum Teil schon vor den Reifeteilungen zum Ausdruck. In der den Reifeteilungen vorausgehenden Wachstumsperiode der Spermatocyten machen die Autochromosomen die speziell in der Neuzeit so eifrig studierten Formwandlungen durch, welche als dictyotänes, leptotänes, pachytänes, diplotänes Stadium bezeichnet worden sind. In dieser Zeit sind die Chromosomen schwach, vielfach auch gar nicht färbbar. Die Heterochromosomen dagegen fallen in dieser Zeit durch ihre starke Färbbarkeit auf als scharf umschriebene nukleolusartige Körper, sogen. Chromatin-Nukleoli. Meist sind sie in dieser Weise schon am Anfang der Wachstumsperiode zu erkennen, während die übrigen Chromosomen noch im Kernretikulum aufgelöst sind. Es kommt aber auch vor, dass sie erst kurz vor der Reifeteilung die nukleolusartige Beschaffenheit annehmen (Fliege *Drosophila*, Nematode *Rhabdonema*). Andererseits sprechen aber auch manche Beobachtungen dafür, dass bei einigen Orthopteren die Heterochromosomen schon auf dem Stadium der Spermatogonien einige Ähnlichkeit mit Nukleoli gewinnen können (*Decticus verrucivorus* nach Buchner, *Tryxalis* nach Brunelli). In den Fällen, in welchen mehrere Heterochromosomen vorkommen, außer dem y-Chromosom 2—4 x-Chromosome, können dieselben zu einem einzigen Nukleolus verschmelzen oder völlig getrennt bleiben, oder sie sind getrennt, sind aber in eine gemeinsame Plastinmasse eingebettet (*Fitchia*, *Rocconeta*, *Sinea*, *Prionidus* nach Payne). Die hierin sich offenbarende nähere Beziehung zu dem Plastin der echten Nukleoli kann sich auch noch in anderer Weise offenbaren. Außer dem Chromatin-Nukleolus ist meist auf dem Wachstumsstadium der Spermatide ein echter Plastin-Nukleolus, das „Plasmosom“ der amerikanischen Forscher vorhanden. Dieses hat eine Tendenz mit dem Heterochromosomen-Nukleolus zu verschmelzen, so dass ein Körper entsteht, wie er von den Keimfleken vieler Eier bekannt ist, der von zwei durch ihr Färbungsvermögen scharf unterschiedenen Abschnitten gebildet wird.

Eine weitere allerdings nicht sehr häufig beobachtete Eigentümlichkeit des Heterochromosoms ist endlich in der Tendenz gegeben, ein Kernbläschen für sich zu bilden, wenn zwischen zwei

aufeinander folgenden Teilungen der Kern in den Ruhezustand übergeht. So hat Brunelli bei *Gryllus desertus* durch alle Stadien hindurch verfolgt, dass das x-Chromosom nach der ersten Teilung, welche hier eine Reduktionsteilung ist, an einem Spindelpol angelangt, unabhängig von den übrigen Chromosomen sich in ein Bläschen verwandelt.

Die große Bedeutung, welche die Entdeckung der Heterochromosomen für das Sexualitätsproblem besitzt, wurde durch das vergleichende Studium der Teilung der Ovogonien und Spermatogonien weiterhin sicher gestellt. Dasselbe führte zu dem Resultat, dass Befruchtung mit Spermatozoen, welche das x-Chromosom besitzen, Männchen liefert, Befruchtung mit Spermato-

Fig. 5. Spermatogenese von *Gryllus desertus* (nach Brunelli), Endphasen der ersten Reifungsteilung, *x* Heterochromosom.

zoen, welche das x-Chromosom nicht enthalten, häufig dafür das y-Chromosom, Weibchen. Wir wollen der Einfachheit halber die ersteren, die x-Spermatozoen, die letzteren, die y-Spermatozoen nennen. Die Beobachtungen, welche zu dieser wichtigen Erkenntnis geführt haben, sind folgende. Ovogonien und Spermatogonien besitzen den diploiden Kern, wie er aus der Befruchtung resultiert und in der Regel auch allen somatischen Zellen zukommt. Aus dem Chromosomenbestand der in Teilung begriffenen Spermatogonien und Ovogonien muss man somit entnehmen können, ob ein Zusammenhang zwischen der geschlechtlichen Differenzierung und dem Vorkommen von zweierlei Spermatozoen, solcher mit dem x-Element und solcher ohne dasselbe, vorhanden ist. Es stellte sich heraus, dass die Ovogonien das x-Element oder wo dieselben in größerer Zahl auftreten, die x-Elemente immer in Zweizahl enthielten, die Spermatogonien dagegen immer nur in Einzahl. Für das fehlende x-Element war entweder kein Äquivalent vorhanden,

oder dasselbe war durch ein y-Element gegeben. Die Konsequenz war, dass sehr häufig die Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien sich als eine unpaare, bei den Ovogonien dagegen stets als eine paarige herausstellte. Diese Verhältnisse lassen sich nur durch die Annahme erklären, dass beiderlei Spermatozoen, die x-Spermatozoen und die y-Spermatozoen befruchtungsfähig sind und dass die ersteren dabei Weibchen, die letzteren Männchen erzeugen. Weiter muss geschlossen werden, dass die Eizellen sämtlich das x-Element vor der Befruchtung enthalten haben, dass sie somit in dieser Hinsicht sämtlich gleichartig waren. Die Gleichartigkeit der Eizellen, welche übrigens durch unmittelbare Beobachtung von Morrill für Wanzen bewiesen wurde, ergibt sich auch aus einer anderen Erwägung. Die beiden Sortimente der Chromosomen der Ovogonien sowohl das väterliche wie das mütterliche stimmen untereinander nicht nur rücksichtlich der Autochromosomen, sondern auch der Heterochromosomen vollkommen untereinander überein. Bei der Reduktionsteilung, der Umwandlung des diploiden Kerns in den haploiden, können somit, sofern nicht besondere Einflüsse umgestaltend eingreifen, wie wir sie später noch kennen lernen werden, immer nur gleichartige Elemente entstehen.

Vollkommene Sicherheit kann über die erörterte Frage selbstverständlich nur durch Beobachtung des Befruchtungsprozesses erzielt werden. Diese hat bei allen Insekten-Eiern mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen, ist dagegen bei den Nematoden leicht anzustellen. Bei letzteren hat sich denn auch herausgestellt, dass die Eikerne sämtlicher Eier das x-Chromosom enthielten, dass dagegen die Samenkerne bei einem Teil der befruchteten Eier das x-Element vermissen ließen. In entsprechender Weise verhielten sich auch die Furchungsstadien. *Rhabdonema nigrovenosum*, welches 5 Autochromosomen besitzt, zeigte zweierlei befruchtete Eier, solche, deren Eikern und Samenkern je 5 + 1 x-Chromosomen enthielten und solche, bei denen im Samenkern nur 5 Chromosomen vorhanden waren (5 + 0 x).

Auf Grund der hier zusammengestellten Resultate zahlreicher Untersuchungen können wir nunmehr den Satz formulieren, dass bei Tieren aus den verschiedensten Abteilungen des Tierreiches alle reifen Eier untereinander gleichartig sind, indem sie das x-Element besitzen, dass die geschlechtliche Differenzierung bei der Befruchtung durch das Spermatozoon herbeigeführt wird. Die beiden Geschlechter unterscheiden sich somit in bezug auf den Chromatinbestand ihrer Kerne; das weibliche Geschlecht ist — um einen durch den Mendelismus eingeführten Ausdruck zu gebrauchen — **homozygot**, es ist, soweit die Geschlechtschromosomen in Frage kommen, in bezug auf den väterlichen und mütterlichen Anteil des Kerns gleichartig;

das männliche Geschlecht ist dagegen **heterozygot**. In der Mendel'schen Vererbungslehre werden nun diese beiden Ausdrücke in einem ganz bestimmten Sinn angewandt. Es ist zweifelhaft, ob dieser Sinn vollkommen für das Geschlechtsproblem zutrifft, ob die Geschlechter sich wie zwei „mendelnde" Eigenschaften verhalten, was von vielen Seiten behauptet wird. Bevor nicht diese Frage vollkommen klar gelegt ist, möchte es sich empfehlen, die Ausdrücke „homozygot" und „heterozygot" zu vermeiden und durch die von Wilson vorgeschlagenen Bezeichnung homogametisch und heterogametisch zu ersetzen.

Wir sind nun vor die Frage gestellt, ob wir berechtigt sind, die aus zahlreichen Beobachtungen abgeleitete Lehre von der geschlechtsbestimmenden Wirkung der Spermatozoen zu verallgemeinern. Wie es bei der Neuheit des Problems nicht anders erwartet werden kann, sind die zur Beantwortung der Frage nötigen Erfahrungen noch zu unvollständig, um ein abschließendes Urteil zu gestatten. Immerhin liegen schon genügend Beobachtungen vor, welche erkennen lassen, dass die Verhältnisse nicht bei allen Tieren so einfacher Natur sind, wie in den geschilderten Beispielen.

Wir kennen die Spermatogenesen vieler Tiere, ohne dass es möglich gewesen wäre, bei ihnen etwas, was an Heterochromosomen erinnert, aufzufinden. Das Merkwürdige dabei ist, dass nahe verwandte Arten sich verschieden verhalten können. Miss Stevens fand bei Muscideu deutliche ungleiche Heterochromosomen, vermisste dagegen jede Spur davon bei *Culex*, während die Gattung *Anopheles* eine vermittelnde Stellung einnahm. Bei dieser ergab sich die Besonderheit, dass die Heterochromosomen frühzeitig mit einem Paar Autochromosomen verschmolzen und daher schwer nachweisbar wurden. Bevor diese Verschmelzung sich vollzog, war es deutlich zu erkennen, dass die Heterochromosomen der Ovogonien untereinander gleich waren, beides also x-Chromosome. Die Heterochromosomen der Spermatogonien waren dagegen ungleich, also ein x- und ein y-Chromosom. Da nun die Volumina der Heterochromosomen im Vergleich zu den Volumina der Autochromosomen, mit denen sie verschmelzen, sehr gering sind, so ist nach der Verschmelzung der durch die Heterochromosomen bedingte Größenunterschied kaum zu erkennen. Nach den Beobachtungen Boveri's und Edwards' an *Ascaris megalocephala*, Sinety's und Mc Clung's an Orthopteren scheint eine derartige Verschmelzung von Heterochromosomen mit Autochromosomen öfters vorzukommen und sich vielfach nur noch dadurch bemerkbar zu machen, dass die Heterochromosomen sich früher verdichten (vgl. Wilson 1911). Aber auch ohne die Verschmelzung kann die Unterscheidung des x- und y-Chromosoms nahezu zur Unmöglichkeit werden. So sind nach Wilson die Unterschiede zwischen dem x-Chromosom und dem

y-Chromosom bei *Nezara viridula* leicht erkennbar, bei *N. hilaris* aber so minimal, dass sie ohne Kenntnis von *N. viridula* übersehen werden müssten. Man muss somit mit der Möglichkeit rechnen, dass die Unterschiede zwischen x- und y-Chromosomen quantitativ so gering sind, dass sie sich unserer Beobachtung entziehen. Es wäre sogar denkbar, dass quantitative Unterschiede ganz fehlen und die Unterschiede nur qualitativer Natur sind.

Wir haben bisher nur die eine Eventualität erwogen, dass der Grad der sexuellen Differenzierung der Spermatozoen eine Abminderung erfährt, bis sie schließlich für unsere Beobachtung nicht mehr nachweisbar ist. Wir müssen nunmehr noch die zweite Möglichkeit ins Auge fassen, dass sie extrem gesteigert ist, dass sie so groß wird, dass sie auch im ausgebildeten Spermatozoon deutlich erkannt werden kann. Wenn wir von den Angaben Guyers über Vögel absehen, sind die reifen x- und y-Spermatozoen nicht zu unterscheiden. Der Dimorphismus der Spermatozoen ist ein latenter. Nun kennen wir aber schon seit längerer Zeit einen sehr auffallenden Unterschied in Größe und Bau der Spermatozoen. Dieser Dimorphismus wurde zuerst von C. Th. v. Siebold bei *Paludina vivipara* entdeckt, bei welcher große wurmförmige Spermatozoen neben kleinen Spermatozoen von gewöhnlicher Beschaffenheit auftreten; ähnliche Verhältnisse wurden dann bei vielen anderen marinen Prosobranchiern nachgewiesen. Durch Meves wurde ferner gezeigt, dass der Dimorphismus bei *Paludina* darauf beruht, dass die normal aussehenden Spermatozoen auch normale Chromatinverhältnisse haben (eupyrene Spermatozoen Waldeyer's), dass bei den wurmförmigen Spermatozoen dagegen die Hauptmasse des Chromatins ausgestoßen wird (oligopyrene Sp.). Meves fand dann weiter, dass ein ähnlicher Dimorphismus der Spermatozoen auch bei manchen Schmetterlingen vorkommt, nur dass hier neben eupyrenen Spermatozoen sogen. apyrene vorkommen, bei denen das Chromatin vollkommen fehlt. Es lag nahe, auch in diesen Fällen an einen Zusammenhang des Dimorphismus mit Geschlechtsbestimmung zu denken. Es war ja hier die durch das Fehlen des x-Chromosoms eingeleitete Chromatinverminderung zum Extrem gesteigert. Auch sprach eine anderweitige Überlegung zugunsten der Deutung. Bekanntlich begünstigt Parthenogenese die Bildung des männlichen Geschlechts, wie es die Hymenopteren, in geringerem Maße auch die Aphiden und Cladoceren zeigen. Befruchtung mit einem apyrenen Spermatozoon, sofern sie überhaupt vorkommt, würde in ihrem Endeffekt auf Parthenogenese hinauslaufen, da eine Kernkonjugation, das Wichtige bei der Befruchtung, nicht zustande kommen kann. Von diesen Erwägungen ausgehend habe ich schon vor mehreren Jahren Herrn Popoff veranlasst, die Befruchtung bei *Paludina* zu untersuchen mit der Fragestellung, ob auch hier der

Dimorphismus der Spermatozoen mit der sexuellen Differenzierung zusammenhänge. Da die Untersuchung an der außerordentlichen technischen Schwierigkeit des Objekts scheiterte, habe ich selbst die Frage in die Hand genommen und sie an Schmetterlingen der Gattung *Pygaera* zu entscheiden versucht. Hier sind, wie schon oben erwähnt wurde, die Spermatozoen teils apyren, teils eupyren. Bei Kreuzung verschiedener Arten dieser Gattung musste sich feststellen lassen, ob die apyrenen Spermatozoen überhaupt befruchten, und wenn sie es tun, ob sie dann Männchen liefern. Vorausgesetzt die Richtigkeit unserer Anschauungen, dass die Chromosomen Träger der Vererbung sind, mussten apyrene Spermatozoen Schmetterlinge von rein mütterlichem Charakter liefern. Würden die apyrenen und eupyrenen Spermatozoen geschlechtsbestimmend wirken, so müssten die in ihrer Zeichnung und anderweitigen Beschaffenheit nur der Mutter gleichenden Schmetterlinge Männchen sein; andererseits war zu erwarten, dass die mit eupyrenen Spermatozoen befruchteten Eier Weibchen lieferten, welche zwischen den gekreuzten Arten die Mitte hielten. Ich benutzte zu meinen Bastardierungsversuchen *P. anachoreta* und *P. curtula*; ich ließ mir ferner von Herrn Kollegen Standfuß, für dessen Liebenswürdigkeit ich an dieser Stelle herzlich danke, sein Bastardierungsmaterial senden; schließlich konnte ich mir noch durch Kauf von der Firma Rohlfs Material verschaffen, welches durch die Kreuzung von *P. anachoreta* und *P. pigra* entstanden war. Aus meinen Untersuchungen teile ich nur ganz kurz das Wichtigste mit. Von mehr als Hundert zur Paarung zusammengetanen Männchen von *Anachoreta* und *Curtula*-Weibchen erhielt ich nur 8 Copulae, von den in umgekehrter Richtung ausgeführten Kreuzungsversuchen gelang kein einziger. Von den 8 Pärchen *anachoreta* ♂ *curtula* ♀ lieferten nur 5 Eier, aus denen Raupen ausschlüpften. Die meisten dieser Räupchen gingen schon beim Ausschlüpfen zugrunde oder starben ohne zu fressen, oder im Lauf der Entwickelung ab. Nur 63 gelangten zur Verpuppung; sie stammten der Hauptsache nach von 2 Gelegen. Im ganzen schlüpften 60 Schmetterlinge aus, von denen 6 Weibchen mit verkrüppelten Flügeln waren; der Rest bestand aus vollkommen normal entwickelten Männchen, bei denen es möglich war, die Artcharaktere festzustellen. Sie hielten, wie das schon Standfuß ermittelt hatte, zwischen *anachoreta* und *curtula* einen intermediären Charakter. Einen intermediären Charakter zeigten auch die mir zu Gebote stehenden Bastardmännchen von *anachoreta* und *pigra*, desgleichen die von Standfuß gezüchteten Weibchen aus der Kreuzung *anachoreta* und *curtula* und die von Rohlfs bezogenen Bastardweibchen *anachoreta* und *pigra*. Meine Erwartungen hatten sich somit nicht erfüllt. Sofern unsere Anschauungen von der vererbenden Kraft des Chromatins richtig sind, muss es für bewiesen

gelten, dass sowohl die Eier, welche Weibchen, als auch die, welche Männchen liefern, von eupyrenen Spermatozoen befruchtet werden. Sollte der Dimorphismus der Spermatozoen gleichwohl für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sein, so würde nur die Möglichkeit in Betracht kommen, dass die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen irgendeine Nebenwirkung ausüben. Wir müssen mit dieser Möglichkeit um so mehr rechnen, als Kuschakewitsch an Prosobranchiern des Meeres bewiesen hat, dass die oligopyrenen Spermatozoen tatsächlich bei der Befruchtung in die Eier eindringen.

Gegen die geschlechtsbestimmende Bedeutung des in Rede stehenden Dimorphismus der Spermatozoen könnte man geltend machen, dass er in ganz anderer Weise entsteht, als der latente Dimorphismus der x- und y-Spermatozoen. Dieser entwickelt sich, wie wir gesehen haben, während der Reifeteilungen; der Dimorphismus der heteropyrenen Spermatozoen dagegen entsteht auf einem viel früheren Entwickelungsstadium, indem gewisse Regionen des Hodens nur apyrene und oligopyrene, andere nur eupyrene Spermatozoen liefern. Indessen in dieser verschiedenen Entwickelungsweise würde keine Nötigung gegeben sein, beide Arten der Differenzierung für etwas durchaus Verschiedenes zu erklären. In der Folge werden wir noch Beispiele bei Tieren und Pflanzen kennen lernen, welche lehren, dass die geschlechtliche Differenzierung zwar in vielen Fällen mit der Umwandlung der diploiden Kerne in die haploiden Kerne verknüpft ist, in anderen Fällen aber auf frühere Stadien, auf Stadien, in denen noch lange die diploide Kernform herrscht, zurückverlegt werden kann, so dass es irrtümlich wäre zu behaupten, dass die sexuelle Differenzierung ein Vorgang ist, welcher überall mit der Reifeteilung in einem notwendigen Zusammenhang gebracht ist. Und so wäre es auch nicht ausgeschlossen, dass die mit der Reifeteilung verbundene, in einer Chromatinverminderung bestehende Differenzierung der Spermatozoen in die Zeit der Spermatogonien zurückverlegt worden ist, zugleich aber ihre Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung gänzlich verloren oder in einer uns noch unbekannten Weise eine Modifikation derselben erfahren hat.

Was wir bisher kennen gelernt haben, führt zu einem Resultat, welches den lange Zeit herrschenden Anschauungen diametral entgegengesetzt ist. Lange Zeit glaubte man die geschlechtsbestimmende Kraft dem Ei zuschreiben zu müssen. Als wichtigste Stütze für diese Auffassung wurden die allerdings seltenen Fälle geltend gemacht, in denen man schon vor der Befruchtung es dem Ei ansehen kann, ob es ein Männchen oder ein Weibchen liefert. Die Männchen liefernden Eier von *Dinophilus* z. B. sind außerordentlich viel kleiner als die Weibchen liefernden. Hier scheint auf den ersten Blick ein Einfluss der Spermatozoen ganz ausgeschlossen. In-

dessen hat sich auch hier die Möglichkeit einer anderen Erklärung ergeben. Ein englischer Zoologe Shearer behauptet, dass die Befruchtung der Eier zu einer Zeit erfolge, in welcher der so auffällige Größenunterschied noch fehlt. Es sollen die Spermatozoen schon in die jungen Ovogonien eindringen, ohne dass jedoch der Ovogonienkern und der Samenkern miteinander verschmelzen. Wenn sich nun die Ovogonien vermehren, sollen sich die beiden Kerne eine Zeitlang parallel zueinander teilen, bis schließlich Teilungen eintreten, an denen sich zwar der weibliche Kern, nicht aber der Samenkern beteiligt. Die Folge wäre Bildung von zweierlei Ovogonien, von solchen, die den Samenkern enthalten, und solchen, bei welchen dies nicht der Fall ist. Die Eier ohne Samenkern wachsen nur wenig heran und liefern Männchen; die Eier mit Samenkern nehmen andere Eianlagen in Menge in sich auf und werden zu weiblichen Eiern. Nach dieser Darstellung, die noch der weiteren Bestätigung bedarf, wäre die verschiedene Größe der Eier nicht die Bedingung, sondern die Folge der geschlechtlichen Differenzierung.

Wie nun auch die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei *Dinophilus* in Zukunft auch ausfallen mag, jedenfalls müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, dass die Art, in welcher sich die Verteilung der geschlechtsbestimmenden Faktoren im Tier- und Pflanzenreich vollzogen hat, nicht überall die gleiche ist. Es wäre denkbar, dass die ausschlaggebende Rolle bei einem Teil der Tiere — Mehrzahl der bisher untersuchten Fälle — dem männlichen Geschlecht, bei einem anderen Teil dem Weibchen zuerteilt ist. In der Tat ist auch ein Fall bekannt geworden, bei welchem ein ähnliches, unterschiedliches Verhalten von Heterochromosomen, wie es längere Zeit nur für das männliche Geschlecht bekannt war, für die Eier nachgewiesen wurde. Baltzer fand bei Seeigeln, dass man nach der Beschaffenheit der Chromosomen zweierlei befruchtete Eier unterscheiden kann. Bei einem Teil der Eier lassen sich sämtliche Chromosomen nach Größe und Gestalt paarweis gruppieren, was man mit Sicherheit in dem Sinn deuten kann, dass jedesmal der eine Paarling aus dem Eikern, der andere aus dem Samenkern stammt; bei einem anderen Teil der Eier dagegen findet sich ein unpaares Chromosom von besonderer Beschaffenheit, also ein Heterochromosom oder x-Chromosom. Dasselbe hat bei *Strongylocentrotus lividus* die Gestalt eines kleinen Hakens, bei *Echinus microtuberculatus* die Gestalt eines kleinen Hufeisens; ihm entspricht ein stäbchenförmiges Chromosom, welches in seiner Gestalt mit dem gewöhnlichen Typus der Seeigelchromosomen übereinstimmt. Es fragt sich nun, ob das haken- resp. hufeisenförmige Chromosom aus dem Eikern oder dem Samenkern stammt. Die Entscheidung dieser Frage würde zugleich Aufklärung bringen, welche der beiden Typen von befruchteten Eiern Männchen, welche Weibchen liefern werden; sie

kann experimentell erzielt werden und zwar auf vier verschiedenen Wegen. 1. durch das Studium merogoner Eier, d. h. von Eiern, die ihres Eikerns beraubt und befruchtet sich nur mit dem Samenkern entwickeln, 2. durch das Studium polyspermer Eier, bei denen ein Teil der Samenkerne nicht mit dem Eikern verschmilzt und sich für sich getrennt teilt, 3. durch das Studium von Eiern mit partieller Befruchtung, bei denen der Samenkern von der Spindelbildung ausgeschlossen ist, so dass diese nur vom Eikern ausgeht, 4. durch das Studium von Eiern mit künstlicher Parthenogenesis. In den zwei ersten Fällen lernt man den Chromosomenaufbau der Samenkerne, in den beiden letzten das Gleiche für die Eikerne kennen. Baltzer benutzte Material, welches mit Hilfe der drei ersten Methoden gewonnen worden war, und fand, dass keine der Samenkernspindeln das Heterochromosom besitzt, sondern immer nur an seiner Stelle ein stäbchenförmiges Chromosom. Von den Eikernspindeln dagegen besaß ein Teil das Heterochromosom, der andere nicht. Aus diesen Ergebnissen, welche durch Bastardierungsexperimente weiterhin gestützt wurden, ergab sich auf das unzweideutigste, dass die oben beschriebenen Unterschiede des befruchteten Eies in der Beschaffenheit ihres Chromosomenbestandes nicht durch die Befruchtung herbeigeführt werden, sondern schon im Ei vorhanden waren, dass es somit zweierlei Eier gibt und die Geschlechtsbestimmung vom weiblichen Geschlecht ausgeht.

Die Vermutung, dass in ähnlicher Weise, wie wir es soeben für die Seeigel kennen gelernt haben, auch bei anderen Tieren der heterogametische Charakter des Geschlechts dem Weibchen, der homogametische Charakter dagegen dem Männchen zuerteilt sein möchte, findet in den merkwürdigen Erscheinungen der „**geschlechtsbegrenzten Vererbung**“ weitere Stützen. Unter „geschlechtsbegrenzter Vererbung“ versteht man die Erscheinung, dass die Art, in welcher gewisse Merkmale vererbt werden, vom Geschlecht modifiziert wird, so dass die Erblichkeit im weiblichen Geschlecht eine andere ist als im männlichen.

Die Erscheinungen, um welche es sich hierbei handelt, sind zuerst bei Insekten beobachtet, später aber auch bei anderen Tieren gefunden worden. Das klassische Beispiel ist die durch Doncaster entdeckte Vererbung der Färbung bei *Abraxas grossulariata*, dem Harlekin oder Stachelbeerspanner. Von diesem weit verbreiteten Schmetterling existiert eine Varietät, welche in der Natur nur im weiblichen Geschlecht bekannt ist und von der verbreiteten *Grossulariata*-Form (G) sich durch weißliche Farbe unterscheidet und daher *Lacticolor* (L) heisst. Wenn man *Lacticolor*-Weibchen (L-♀) mit *Grossulariata*-Männchen (G-♂) kreuzt, erhält man in der Tochtergeneration (der F^1-Generation der Erblichkeitsforscher) gleichviel Weibchen und Männchen, aber ausschließlich von der *Grossulariata*-Beschaffenheit. Nach den Mendel'schen Regeln ist die F^1-Gene-

ration heterozygot, d. h. sie enthält die zur Prüfung gestellte väterliche und mütterliche Eigenschaft, in diesem Fall also *Grossulariata* und *Lacticolor* zugleich, obwohl erstere allein zum Ausdruck gelangt. Die Erblichkeitsforschung drückt dies bekanntlich dadurch aus, dass sie sagt: Der G-Faktor dominiert über den L-Faktor, letzterer ist rezessiv. Durch Inzucht der F^1-Generation erhält man die sogen. F^2-Generation, welche entsprechend den Mendel-Regeln aus $^3/_4$ *Grossulariata*-, $^1/_4$ *Lacticolor*-Formen besteht. Dabei stellt sich aber heraus, dass die $^1/_4$ *Lacticolor*-Schmetterlinge ausschließlich Weibchen sind, ein Zeichen, dass die Art, in welcher der *Lacticolor*-Charakter vererbt wird, von der Geschlechtsvererbung beeinflusst wird. Wenn man dagegen die *Grossulariata*-Männchen der F^1-Generation mit den das Ausgangsmaterial darstellenden *Lacticolor*-Weibchen zurückkreuzt, so erhält man, wie es nach den Mendel-Regeln nicht anders zu erwarten steht, $^1/_2$ *Grossulariata*- und $^1/_2$ *Lacticolor*-Individuen und zwar derart verteilt, dass in jeder der beiden Gruppen gleichviel Männchen und gleichviel Weibchen vorhanden sind, demnach $^1/_4$ L-♂, $^1/_4$ L-♀, $^1/_4$ G-♂, $^1/_4$ G-♀. Schließlich wurden noch die *Lacticolor*-Männchen mit *Grossulariata*-Weibchen gekreuzt, einmal Weibchen der F^1-Generation, d. h. solche Weibchen, wie sie aus der ersten Kreuzung von *Lacticolor*-Weibchen und *Grossulariata*-Männchen entstanden waren, andererseits mit *Grossulariata*-Weibchen, welche aus der Natur stammten und sicherlich eine reine Rasse darstellten. Bei der ersten der beiden Kreuzungen entstanden fast genau 50% *Grossulariata*, 50% *Lacticolor*, wie es den Mendel'schen Regeln entspricht. Wahrscheinlich gilt das Gesagte auch von der zweiten Kreuzung. Wenn nur 19 *Grossulariata* auf 52 *Lacticolor* kamen und somit das Verhältnis 50 : 50% nicht erreicht wurde, so hat das wohl in den Fehlerquellen seinen Grund, mit welchen die Wahrscheinlichkeitsrechnung bei kleinen Zahlen rechnen muss. In beiden Fällen kam nun der die Erblichkeit beeinflussende Geschlechtsfaktor abermals zur Geltung, indem alle *Grossulariata*-Formen Männchen, alle *Lacticolor*-Formen Weibchen waren.

Um die merkwürdige Wechselwirkung zwischen Geschlechtsvererbung und mendelistischer Eigenschaftsvererbung zu erklären, sind viele Erklärungsversuche aufgestellt worden, welche aber mit soviel Hilfshypothesen beladen sind, dass sie wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben, wie z. B. die Hypothese der selektiven Befruchtung, d. h. die Lehre, dass gewisse Eiformen immer nur von bestimmten Spermatozoen befruchtet werden können. Erst in der Neuzeit haben Wilson, Gulick und Goldschmidt im Anschluss an Castle eine Erklärung gegeben, welche sich auf Erscheinungen stützt, deren Existenz durch Beobachtungen erwiesen ist. Es handelt sich um drei Punkte.

1. *Grossulariata* und *Lacticolor* sind mendelnde Eigenschaften, von denen die erstere dominant, die letztere rezessiv ist.

2. Das Geschlecht ist durch Geschlechtschromosomen bestimmt, und zwar derart, dass das Weibchen heterogametisch ist, das Männchen homogametisch; es wäre das das reziproke Verhalten von dem, welches wir bei Wanzen kennen gelernt haben. Da wir dort das die Heterogametie veranlassende Chromosom x genannt haben, wollen wir die reziproken Heterochromosomen y nennen. Man kann dann den zunächst noch hypothetischen Zustand der Chromosomen graphisch in folgender Weise ausdrücken. Es seien alle Autochromosomen, auf deren Einzelbeschaffenheit es ja in unseren Betrachtungen nicht ankommt, durch einen horizontalen Strich ausgedrückt, die Geschlechtschromosomen durch den Buchstaben y[1]). Dann würde der Kern der Spermatogonien und der männlichen Körperzellen die Beschaffenheit haben — y — y; die vom Männchen erzeugten Spermatozoen müssten somit von einerlei Natur sein, sämtlich von der Beschaffenheit — y. Die entsprechenden Formeln für das Weibchen würden dagegen folgendes Aussehen haben für Ovogonien und Körperzellen — y — 0, für die Eier, welche entsprechend dem heterogametischen Charakter des Weibchens von zweierlei Art sein müssten, für die eine Art — y, für die andere Art — 0.

3. Ein drittes Postulat wäre darin gegeben, dass die innige Korrelation, welche zwischen Geschlechtsvererbung und Farbenvererbung vorhanden ist, eine materielle Grundlage hat, indem der Geschlechtsdeterminant y und der Eigenschaftsdeterminant g, resp. l fest miteinander verbunden sind, also gy, ly, so dass g und l immer nur vereinigt mit y vorkommen können.

Unter den drei gemachten Voraussetzungen würden für die vier durch Beobachtung und Experiment festgestellten Formen des Stachelbeerspanners folgende Formeln gelten.

Tiere			Entsprechende Gameten
1. *Grossulariata* ♂	a) rein . .	— gy — gy	ausschließlich — gy
	b) Bastard	— gy — ly	$^1/_2$ — gy $^1/_2$ — ly
2. *Lacticolor* ♂		— ly — ly	ausschließlich — ly
3. *Grossulariata* ♀		— gy — 0	$^1/_2$ — gy $^1/_2$ — 0
4. *Lacticolor* ♀		— ly — 0	$^1/_2$ — ly $^1/_2$ — 0.

Auf Grund der oben gemachten Voraussetzungen, welche sich sämtlich auf gut begründete Erfahrungen stützen, kann man nun konstruieren, welche Formen bei den oben mitgeteilten Züchtungsexperimenten herauskommen müssen, und nachweisen, dass diese

1) Die Wahl des Buchstabens y für die das männliche Geschlecht bestimmenden Chromosomen ist keine zweckmäßige; sie würde die Auffassung involvieren, dass auch das y der heterogametischen Insektenmännchen (Wanzen, Heuschrecken) der Träger der männlichen Geschlechtsbestimmung wäre, eine Auffassung, welche sich nicht aufrecht erhalten lässt.

konstruierten Resultate mit den von Doncaster erzüchteten tatsächlich übereinstimmen.

I. Experiment. *Lacticolor* ♂ + *Grossulariata* ♂.

Geschlechtsprodukte 1. — ly 2. — gy
— 0 — gy

F¹-Resultat — ly — gy = *Grossulariata* ♂ (heterozygot)
— 0 — gy = *Grossulariata* ♀.

II. Experiment. Inzucht der F¹-Generation.

Geschlechtsprodukte 1. — 0 2. — gy
— gy — ly

F²-Resultat — gy — gy = ¹/₄ *Grossulariata* ♂
— gy — ly = ¹/₄ *Grossulariata* ♂.
— 0 — gy = ¹/₄ *Grossulariata* ♀
— 0 — ly = ¹/₄ *Lacticolor* ♀

III. Experiment. *Lacticolor* ♀ mit F¹-*Grossulariata* ♂.

Geschlechtszellen 1. — ly 2. — gy
— 0 — ly

Resultat ¹/₄ — 0 — gy = *Grossulariata* ♀
¹/₄ — 0 — ly = *Lacticolor* ♀.
¹/₄ — ly — gy = *Grossulariata* ♂
¹/₄ — ly — ly = *Lacticolor* ♂

IV. u. V. Experiment. *Grossulariata* ♀ (F¹ oder aus der Natur) mit *Lacticolor* ♂.

Geschlechtszellen 1. — yg 2. — ly
— 0 — ly

Resultat ¹/₄ — yg — yl = *Grossulariata* ♂
¹/₄ — yg — yl = *Grossulariata* ♂
¹/₄ — yl — 0 = *Lacticolor* ♀
¹/₄ — yl — 0 = *Lacticolor* ♀.

Da die konstruierten Resultate mit den durch das Experiment festgestellten Resultaten übereinstimmen, sprechen die Experimente Doncaster's in der Tat für die Ansicht, dass die Verteilung der geschlechtsbestimmenden Potenzen genau den oben gemachten Annahmen entspricht und somit die Kehrseite ist von dem, was wir bei Wanzen, Käfern u. s. w. kennen gelernt haben.

Es gibt nun Erfahrungen über die Erblichkeit geschlechtsbegrenzter Eigenschaften, welche an anderen Tieren gemacht wurden und im Prinzip mit den für *Abraxas* geschilderten Erfahrungen übereinstimmen. Ganz ähnliche, denselben Rhythmus zeigende Erblichkeitserscheinungen hat man erhalten, als man zimtfarbene rotäugige Kanarienvögel mit grüngefärbten schwarzäugigen Formen, ferner verschieden gefärbte Hühnerrassen untereinander kreuzte. Komplementäre Resultate, d. h. Resultate, welche Heterogametie

des Männchens und Homogametie des Weibchens voraussetzen, hat Morgan neuerdings erhalten, als er rotäugige weibliche Fliegen der Gattung *Drosophila* mit einem weißäugigen männlichen Mutanten derselben Art kreuzte.

Es gälte nun festzustellen, ob die aus den Züchtungsergebnissen erschlossenen Zustände der Chromosomen sich auch durch die Beobachtung nachweisen lassen. Für die Fliege *Drosophila* ist das in der Tat der Fall, insofern dieselbe wie andere Fliegen zweierlei Spermatozoen, solche mit und solche ohne das x-Chromosom erzeugt. Dagegen haben die Untersuchungen über *Abraxas* zu keinem Resultat geführt, weil das Objekt ungünstige Beobachtungsbedingungen bietet; und was gar die Vögel anlangt, so stehen die wenigen bisher gemachten mikroskopischen Untersuchungen mit den experimentell gewonnenen Resultaten im Widerspruch. Das Experiment verlangt zu seiner Erklärung Heterogametie des Weibchens, Homogametie des Männchens; die mikroskopische Untersuchung hat dagegen, wie schon oben erwähnt wurde, Heterogametie des Männchens ergeben. Dieses Ergebnis ist um so beachtenswerter, als wenigstens eine Art, das Haushuhn, sowohl zu experimentellen als auch spermatogenetischen Untersuchungen verwandt worden ist. Es muss weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, die Widersprüche, welche hier vorliegen, aufzuklären. Voraussichtlich wird dies auch gelingen. Wir haben zu dieser hoffnungsvollen Stimmung um so mehr Veranlassung, als es in den letzten Jahren geglückt ist, eine Reihe von Erscheinungen, welche auf den ersten Blick ebenfalls mit der Lehre von den Geschlechtschromosomen unvereinbar erschienen, zum Teil wenigstens in befriedigender Weise aufzuklären. Wir wollen dieselben nunmehr erörtern.

Ich bespreche zunächst die Erscheinungen des **Hermaphroditismus**. Die hier vorliegenden Schwierigkeiten sind folgende. Wenn wir zur Erklärung der Sexualität annehmen, dass das eine Geschlecht rücksichtlich der Geschlechtschromosomen heterogametisch, das andere homogametisch ist, so müssen, gleichgültig, ob die Heterogametie dem Weibchen oder Männchen zukommt, nach Ablauf der Befruchtung zwei Kategorien Eier vorhanden sein. Bei hermaphroditen Tieren gibt es aber nur eine Art befruchteter Eier. Diese könnten entweder nur heterogametisch oder nur homogametisch sein; es müssten somit die Bedingungen zur Bildung der zweiten Kategorie verloren gegangen sein.

Ferner: Aus den gleichartigen Eizellen des Hermaphroditen entwickeln sich zweierlei Geschlechtszellen, Spermatogonien und Ovogonien, heterogametisches und homogametisches Material; es müsste somit der Chromosomencharakter des Eies im Lauf der Embryonalteilung veränderlich sein; ein Teil der Zellen müsste den Ausgangscharakter beibehalten, ein anderer Teil müsste Veränderungen er-

fahren, entweder müsste sich die von Anfang an vorhandene Homogametie zur Heterogametie entwickeln oder umgekehrt.

Die schönen, einander ergänzenden Untersuchungen von Schleip und Boveri haben diese Verhältnisse für einen bestimmten Fall, die Nematode *Rhabdonema nigrovenosum*, in befriedigender Weise aufgeklärt. Das Tier hat zwei Generationen. Die eine Generation ist hermaphrodit und lebt parasitisch in der Lunge des Frosches, die andere Generation ist getrenntgeschlechtlich und findet sich freilebend im Schlamm. Männchen und Weibchen der letzteren unterscheiden sich, wie schon früher (S. 6 u. 11) hervorgehoben wurde, ähnlich den Geschlechtern vieler Insekten durch verschiedene Zahl der Chromosomen, welche beim Weibchen 12 beträgt, eine Zahl, welche in den somatischen Zellen auf 24 gesteigert wird, während beim Männchen die entsprechenden Zahlen 11 und 22 sind. Bei der Reife der Geschlechtsprodukte werden nur Eier von einer Art (mit 6 Chromosomen) gebildet, dagegen zweierlei Spermatiden, solche mit 6 und solche mit 5 Chromosomen. Indem letztere degenerieren und nur erstere sich weiter entwickeln, gibt es nur einerlei Spermatozoen und demgemäß sind alle befruchteten Eier, aus denen die parasitische Generation sich entwickelt, von gleicher Beschaffenheit, nämlich mit 12 Chromosomen ausgerüstet. Ihrem Chromosomenbestand nach sind die Parasiten somit Weibchen, ihrer späteren Geschlechtsentwickelung nach Hermaphroditen, welche in ihren Genitalröhren alternierend Regionen von Samenzellen und Eizellen erzeugen. Die ersten sicheren Unterschiede männlicher und weiblicher Geschlechtszellen sind auf dem Stadium der Spermatocyten und Ovocyten I. Ordnung kurz nach Ablauf des Synapsisstadiums nachzuweisen. Die Ovocyten enthalten 6 untereinander gleiche Doppelchromosomen, die Spermatocyten dagegen 5 Doppelchromosome und 2 Einzelchromosome, welche sich schon durch ihr frühzeitiges Auftreten im ruhenden Kern als Heterochromosomen charakterisieren. Bei der ersten Reifeteilung teilen sich alle 7 Chromosomen; bei der zweiten Reifeteilung dagegen nur die 5 Autochromosomen; die zwei Heterochromosomen rücken dagegen nur auseinander und zwar in einem verlangsamten Tempo, so dass die Autochromosomen schon an den Spindelenden vereinigt sind, während die Heterochromosomen noch in der Verlagerung begriffen sind. In einer der beiden durch Teilung entstehenden Spermatiden ist diese Verlangsamung so erheblich, dass das betreffende Heterochromosom den Anschluss an die Autochromosomen gar nicht erreicht, weil es zuvor schon bei der Teilung der Spermatocyte ausgestoßen wurde. So resultieren zweierlei Spermatiden und später zweierlei Spermatozoen, die einen mit 6 Chromosomen (5 + 1), die anderen mit 5. Eier, welche mit den ersteren befruchtet werden, liefern die Weibchen der freilebenden Generation; Befruchtung mit Sper-

matozoen, welche das Heterochromosom nicht besitzen, erzeugt die Männchen. Auffallend ist es, dass die den Spermatogonien entsprechenden Stadien sich noch nicht von den Ovogonien unterscheiden lassen. Schleip nennt daher die betreffenden Zustände Ovogonien. Eine Beobachtung Boveri's lässt jedoch die Möglichkeit zu, dass vielleicht doch schon Unterschiede bei genauerer Prüfung sich herausstellen möchten. Boveri schildert „Ovogonien"-kerne, bei denen 2 Chromosome sich von den übrigen dadurch unterscheiden, dass sie dem Plastinnukleolus (Plasmosom) anliegen und früher als die übrigen die Beschaffenheit kompakter Chromosomen annehmen. Da die den Heterochromosomen entsprechenden Chromosome in der Ovogenese sich in der Regel nicht von den übrigen unterscheiden, ist es unwahrscheinlich, dass Heterochromosomen in den echten Ovogonien sichtbar sein sollten. Vielleicht beziehen sich die betreffenden Beobachtungen auf die homologen Entwickelungsstadien der männlichen Reihe [2]).

Beachtenswert bei den hier referierten Untersuchungen ist die Tatsache, dass gewisse Zellen schon unzweifelhaft in den männlichen Entwickelungszyklus hineingehören, bei denen die reduzierte Zahl der Chromosomen noch nicht erreicht ist. Offenbar sind bei diesen Zellen die betreffenden Chromosomen schon in eigenartiger Weise modifiziert, wenn auch die Veränderungen für uns gar nicht oder kaum erkennbar sind. Vielleicht ist hierin eine Möglichkeit gegeben, auch diejenigen Fälle zu erklären, in denen Geschlechtschromosomen für uns nicht erkennbar sind. Von weiterem Interesse ist die Tatsache, für welche wir im folgenden noch weitere Beweise kennen lernen werden, dass das Geschlecht kein unveränderlicher Faktor ist, dass vielmehr eine weibliche Zelle in eine männliche Zelle umgewandelt werden kann. Ob auch das Umgekehrte möglich ist, lässt sich zurzeit

2) In ähnlicher Weise, wie durch die Untersuchungen Boveri's und Schleip's sich der Hermaphroditismus von *Rhabdonema nigrovenosum* aufgeklärt hat, scheint auch der Hermaphroditismus der Mollusken seine Erklärung zu finden. Zarnik stellte fest, dass bei Pteropoden während der zweiten Reifeteilung 9 Chromosomen sich teilen, das 10. dagegen, das x-Chromosom, ungeteilt in eine Spermatide übergeht. Nur die das x-Chromosom enthaltenden Spermatiden entwickeln sich zu Spermatozoen, die Spermatiden ohne x-Chromosom gehen zugrunde. Demgemäß bilden sich, da alle reifen Eier untereinander gleich sind, nur befruchtete Eier von gleicher Chromosomenbeschaffenheit. Merkwürdig ist die Art, in welcher sich Ovogonien und Spermatogonien in der Zwitterdrüse differenzieren. Die Spermatogonien behalten den Chromosomenkomplex unverändert bei, während in den Ovogonien zwei Chromosomen eine Diminution (Chromatinabgabe) erfahren, was Ursache ist, dass die Ovogonien weniger Chromatin enthalten als die Spermatogonien, die reifen Ovocyten weniger Chromatin als die zur Befruchtung dienenden Spermatozoen. Es möchte sich daher empfehlen zu sagen, dass die Mollusken reziproke Verhältnisse zu *Rhabdonema* bieten, indem sie Tiere mit männlichem Chromatinbestand sind, die durch Diminution weiblich werden. Dann dürfte man nicht von einem x-Chromosom, sondern von einem y-Chromosom reden.

noch nicht entscheiden; doch müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, dass namentlich in den Fällen, in denen das Männchen den homogametischen Charakter trägt, der männliche Zellcharakter in analoger Weise, wie wir es für *Rhabdonema* bezüglich des weiblichen kennen gelernt haben, in den gegenteiligen — hier demgemäß in den weiblichen — verändert werden kann. So lassen sich vielleicht die Beobachtungen von Jeffrey Smith über den Einfluss der Kastration von Krabben durch *Sacculina* und von Potts über die Kastration von *Pagurus* durch *Peltogaster* erklären. Wenn männliche Krabben der Gattung *Inachus* von *Sacculina* befallen werden, so wird der Hoden infolge der ungünstigen Ernährungsbedingungen rückgebildet; dafür entwickeln sich in der Geschlechtsdrüse Eier und wachsen zu bedeutender Größe heran. Auch die sekundären Geschlechtscharaktere können die weibliche Beschaffenheit annehmen. Werden dagegen Weibchen von der *Sacculina* befallen, so treten keine entsprechenden Veränderungen ein. Smith kommt auf Grund dieser Erfahrungen zu einer der hier ausgesprochenen genau entgegengesetzten Auffassung, dass das Weibchen homogametisch, das Männchen heterogametisch sei. Er interpretiert seine Befunde im Sinn der Mendel'schen Vererbungslehre. Er nennt das Männchen heterozygot, weil es nebeneinander einen dominierenden männlichen und einen rezessiven weiblichen Faktor enthalte. Durch den Parasitismus werde der männliche Faktor unterdrückt und der weibliche komme zum Vorschein. Beim Weibchen sei bei seinem homozygoten Charakter etwas Analoges nicht möglich. Bei anderen Tieren käme es freilich vor, dass vom Weibchen aus eine Geschlechtsänderung ausgelöst werde. Als Beispiele werden Aphiden, Daphniden und Rotatorien angeführt, bei denen nach mehreren parthenogenetischen Generationen Männchen auftreten. In diesen Fällen müsse man annehmen, dass das Weibchen heterozygot sei, dass lange Zeit über der weibliche Faktor dominiere, allmählich aber unwirksam werde, so dass nun der bis dahin rezessive männliche Faktor Einfluss gewänne. Von den genannten drei Tierabteilungen haben nun Daphniden und Rotatorien den Gegenstand zahlreicher experimenteller Arbeiten gebildet, die Aphiden wurden außerdem noch genauer auf die Anwesenheit von Heterochromosomen untersucht. Die dabei gewonnenen Resultate sprechen gegen die von Smith versuchte Deutung.

Indem ich mich zur Erörterung dieser Resultate wende, komme ich auf ein sehr interessantes Forschungsgebiet zu sprechen, welches zu allen Zeiten in der Diskussion des Sexualitätsproblems eine große Rolle gespielt hat. Zunächst schienen die hierbei zu berücksichtigenden Verhältnisse mit der Lehre von den Heterochromosomen unvereinbar, bis sie durch eingehende Untersuchung aufgeklärt wurden und nunmehr eine glänzende Bestätigung der Theorie

lieferten. Wir werden dabei abermals mit zwei Vorgängen uns zu befassen haben, welche wir schon bei *Rhabdonema* kennen gelernt haben. 1. Umwandlung des weiblichen Chromosomenbestandes in den männlichen, 2. Rückbildung der Männchen erzeugenden Spermatozoen.

Bekanntlich pflanzen sich Aphiden, Daphniden und Rotatorien den größten Teil der Zeit über parthenogenetisch fort. Zeitweilig treten Männchen auf, und werden von den Weibchen befruchtungsbedürftige Eier gebildet, die Winter- oder Dauereier. Diese haben nach der Befruchtung eine längere Ruhezeit durchzumachen, ehe sie sich entwickeln; sie liefern stets Weibchen, welche nun wieder anfangen, sich parthenogenetisch zu vermehren. Am genauesten ist dieser Generationszyklus von Weismann bei Daphniden untersucht; hier gibt es monozyklische, dizyklische und polyzyklische Formen; d. h. der durch das Alternieren von parthenogenetischen Generationen und einer Geschlechtsgeneration bedingte Zyklus verteilt sich über ein ganzes Jahr (monozyklisch) oder er wiederholt sich zweimal im Jahr (dizyklisch) oder mehrere Male (polyzyklisch).

Wie es kommt, dass befruchtete Eier ausschließlich Weibchen produzieren, dass ferner gewisse parthenogenetische Weibchen die Fähigkeit haben, Männchen zu erzeugen, erklärt sich aus Vorgängen, welche mit denen übereinstimmen, die wir schon bei *Rhabdonema nigrovenosum* kennen gelernt haben. Die betreffenden Vorgänge wurden bei verschiedenen Aphiden-Arten noch vor den sich auf *Rhabdonema* beziehenden Untersuchungen durch Morgan, Stevens und v. Baehr aufgeklärt. Die Männchen von Aphiden sind heterogametisch; sie besitzen demgemäß eine andere Chromosomenzahl als die Weibchen. Bei *Aphis saliceti* haben nach v. Baehr die Männchen 5, die Weibchen 6 Chromosomen. Bei der Reifung entstehen zweierlei Spermatiden, solche mit 3 und solche mit 2 Chromosomen; erstere erhalten somit das x-Chromosom, letztere sind ohne dasselbe und gehen zugrunde. Ähnliche Verhältnisse finden sich nach den Angaben Morgan's bei *Phylloxera caryaecaulis*, während bei *Ph. fallax* die doppelte Chromosomenzahl gegeben ist. Dass bei *Ph. fallax* die befruchtenden Spermatozoen 6 Chromosomen enthalten, die rudimentären nur 4, zeigt, dass auch das x-Chromosom eine Verdoppelung erfahren hat.

Da die Männchen erzeugenden Spermatozoen zugrunde gehen, ist es begreiflich, dass aus den befruchteten Dauereiern immer nur Weibchen entstehen. Dass auch deren Nachkommenschaft, sofern mehrere parthenogenetische Generationen, wie es bei den meisten Phytophthiren der Fall ist, gebildet werden, ebenfalls Weibchen sind, erklärt sich daraus, dass bei der Eireife immer nur ein Richtungskörper gebildet wird, die Reduktionsteilung unterbleibt und daher der Chromosomenbestand des befruchteten Eies durch die parthenogenetischen Generationen hindurch unverändert fortgeführt wird. Der Aufklärung bedarf nur die Art, in welcher es wieder zur Bildung

von Männchen kommt. Eingeleitet wird dieser wichtige Vorgang durch das Auftreten der „Sexuparae". Dieselben sind meist geflügelte Tiere, welche sich bei den einzelnen Familien, sogar in derselben Familie der Phytophthiren verschieden verhalten. Bei *Aphis saliceti*, *Schizoneura lanigera* erzeugt ein und dasselbe sexupare Weibchen sowohl männliche wie weibliche Geschlechtstiere, in anderen Fällen (*Aphis rosae*, *Phylloxera fallax* und *Ph. caryaecaulis*, *Melanoxanthus*-Arten) ist ein Teil der sexuparen Weibchen rein thelytok, d. h. sie erzeugen nur Weibchen, ein anderer Teil ist arrhenotok, sie liefern nur Männchen. Dabei unterscheiden sich die sich zu Männchen entwickelnden Eier, die „männlichen Eier", durch ihre geringere Größe von den weiblichen Eiern. Während nun zur Zeit der parthenogenetischen Fortpflanzung die für das Weibchen charakteristische Chromosomenzahl beibehalten wird, wird mit Beginn der Geschlechtsperiode die dem Männchen eigentümliche, um 1 reduzierte Chromosomenzahl bei einem Teil der Eier hergestellt. Wie dies geschieht, darüber liegen zurzeit noch keine sicheren Beobachtungen vor. Morgan macht es wahrscheinlich, dass bei der Richtungskörperbildung der kleineren Eier der im Ei verbleibende Kern ein Chromosom weniger erhalte[3]). Dies könnte in zweierlei Weise geschehen, 1. indem das 6. Chromosom von *Aphis saliceti* und *Phylloxera caryaecaulis*, das 11. und 12. Chromosom von *Ph. fallax* in den Richtungskörper ungeteilt übergehen. 2. indem die 6. resp. die 11. und 12. Chromosomen (die x-Chromosomen) sich zwar teilen, von den beiden Teilprodukten aber nach Analogie der Vorgänge, welche wir von der Reifeteilung der Spermatocyten der hermaphroditen Generation von *Rhabdonema nigrovenosum* kennen, das eine in den Richtungskörper übergeht, das andere ausgestoßen wird. v. Baehr vermutet, dass die sich zu Männchen entwickelnden Eier noch früher differenziert seien, indem schon die Richtungsspindel von *Aphis saliceti* nur 5 Chromosomen enthalte (anstatt 6).

Wie dem auch sei, jedenfalls begegnen wir hier zum zweitenmal der Erscheinung, dass der weibliche Chromosomenbestand durch Verlust eines Chromosoms in den männlichen Chromosomenbestand umgewandelt wird. Bei *Rhabdonema nigrovenosum* geschah diese Umbildung innerhalb des Zellenmaterials der Gonade eines weiblichen Tieres, wodurch dieses im übrigen weibliche Tier zum Zwitter wurde. Bei den Phytophthiren erfolgt die Umwandlung erheblich früher, schon im Ei der betreffenden Generation, so dass besondere männliche Tiere gebildet werden. Wir sind somit genötigt, einen die Bildung männlicher Zellen begünstigenden Faktor anzunehmen, welcher sich im Organismus entwickelt, der sexuellen Differenzierung der Kerne vorausgeht und dieselbe ver-

3) In einer neuerdings erschienenen Publikation spricht sich Morgan mit Bestimmtheit für den früher nur als wahrscheinlich bezeichneten Modus aus.

anlasst. Wir müssen annehmen, dass dieser uns zunächst unbekannte Faktor sich allmählich entwickelt und erst zur Geltung gelangt, wenn er eine bestimmte Intensität erreicht hat. Dies lehren am besten die Fälle, in denen bei den Phytophthiren zweierlei Sexuparae, thelytoke und arrhenotoke Formen, vorhanden sind. In den arrhenotoken Weibchen ist der die Männlichkeit bedingende Faktor nicht mächtig genug, um die Tiere selbst zu Männchen umzuprägen; immerhin ist er schon so bedeutsam, dass über das Geschlecht der Nachkommenschaft entschieden ist.

Die Auffassung, dass ein Faktor existiert, welcher der durch die Chromosomenbeschaffenheit gegebenen Geschlechtsbestimmung vorausgeht und dieselbe bedingt und dass derselbe sich allmählich entwickelt, findet wichtige Stützen in weiteren Beobachtungen und experimentellen Erfahrungen, welche an vielen durch Heterogonie ausgezeichneten Tieren gewonnen worden sind. Da besonders die experimentellen Erfahrungen geeignet sind, über das Wesen dieses Faktors einigen Aufschluss zu geben, gehe ich auf dieselben ein.

II. Experimentelle und biologische Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Phytophthiren. Daphniden. Rotatorien und Hymenopteren.

Über Phytophthiren liegt ein ungeheures Beobachtungsmaterial vor, welches erkennen lässt, dass die Art, in welcher die Geschlechtsgeneration — die durch die Sexuparae eingeleitete Generation der Sexuales — auftritt, nach den einzelnen Familien eine sehr verschiedenartige ist. Leider ist auf dem umfangreichen Gebiet noch vieles kontrovers, so dass eine kritische Sichtung des Materials dringend nötig ist. Dies kann nur durch einen Forscher geschehen, welcher die einschlägigen Verhältnisse besser kennt als ich. Ähnliches gilt von den Experimenten, welche angestellt worden sind, um zu beweisen, dass das Auftreten der Geschlechtsgeneration durch äußere Einflüsse beschleunigt oder hinausgeschoben werden kann. Einer der besten Kenner der Phytophthiren, Mordwilko, ist durch eigene Untersuchungen sowie durch kritische Verwertung der Angaben anderer Forscher zum Resultat gekommen, dass es Einflüsse gibt, welche das Eintreten der geschlechtlichen Generation — und damit die Umwandlung der weiblichen Anlage in eine männliche — einerseits beschleunigen, andererseits hinausschieben. Unter den ersteren nennt er schlechte Ernährung und niedrige Temperatur, unter den letzteren Wärme und Nahrungsüberschuss. Die Einwirkung der Wärme schätzt er sehr hoch ein; es könne sogar durch sie der den Eintritt der Geschlechtsgeneration begünstigende Einfluss schlechter Ernährung kompensiert werden. Interessant ist ferner die Angabe, „dass bei der Befruchtung der latenten Eier zugleich mit dem Spermatozoon ein starker Stimulus in das Ei ver-

pflanzt werde, welcher bei der Entwickelung die Stelle der Erregung durch reichliche Ernährung vertrete", dass somit der durch die Befruchtung herbeigeführte Zustand des Eies dem Eintritt der Geschlechtsperiode ungünstig sei. Auch Grassi ist durch Untersuchungen von *Phylloxera* zum Resultat gekommen, dass der Generationszyklus durch äußere Bedingungen modifiziert werden könne. „Unsere Experimente, sagt er, zeigen, dass durch Abänderung einiger spezieller Bedingungen (je nachdem man amerikanische oder europäische Reben als Futterboden benutzt, oder ein einziges Insekt oder sehr viele in einem beschränkten Raum aufzieht) Formen, welche sich zu parthenogenetischen flügellosen Tieren entwickelt haben würden, anstatt dessen geflügelte Sexupare werden sei es weibchenerzeugende oder männchenerzeugende oder umgekehrt." Gleichzeitig betont er aber, dass die Möglichkeit, sich nach verschiedenen Richtungen zu entwickeln, sich nur zu gewissen Zeiten offenbare, im Sommer oder in der ersten Hälfte des Herbsts. Weder im Spätherbst noch im Frühjahr sei es ihm geglückt, durch Veränderung der Lebensbedingungen geflügelte Formen oder Nymphen zu erzielen, sondern immer nur parthenogenetische flügellose Formen.

Einfacher und klarer als bei den Phytophthiren liegen die Verhältnisse bei den Daphniden. Für diese glaubte Weismann durch ausgedehnte Zuchtversuche festgestellt zu haben, dass für jede Art ein bestimmter, vollkommen fixierter und von äußeren Bedingungen unabhängiger Generationszyklus existiere, dass je nach den Arten mehr oder weniger parthenogenetische Generationen aufeinander folgen müssen, ehe eine Geschlechtsgeneration einträte. Bei den monozyklischen Formen wird die Parthenogenese nur einmal im Jahr durch die Geschlechtsperiode unterbrochen, bei den dizyklischen zweimal, bei den polyzyklischen mehrmals. Dieser verschiedenartige Generationszyklus sei durch Wirkung der natürlichen Auslese entstanden und allmählich festgelegt worden. Im Gegensatz zu dieser Lehre haben andere Forscher die Bedeutung äußerer Existenzbedingungen betont, so Kerhervé und Issakówitsch. Besonders glaubte Issakówitsch, welcher im zoologischen Institut München arbeitete, nachweisen zu können, dass bei der Daphnide *Simocephalus vetulus* der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Kälte, die Fortdauer der Parthenogenese durch erhöhte Temperaturen herbeigeführt werde, dass eine zyklische Fortpflanzungsweise im Sinne Weismann's bei den Daphniden nicht existiere. Die Wirkung der Temperaturen erklärte er auf indirektem Wege: es werde die Ernährung durch Kälte herabgesetzt, durch Wärme befördert; das eigentlich Wirksame sei die verschiedene Ernährung. Ich bin mit dieser Auffassungsweise Issakówitsch's nicht ganz einverstanden gewesen, einerseits indem ich einen unmittelbaren Einfluss der Temperatur für wahrscheinlicher erklärte, andererseits

insofern ich es nicht für richtig hielt, im Vergleich zur Temperaturwirkung die inneren Faktoren, auf welche Weismann den Nachdruck gelegt hatte, ganz zu vernachlässigen. Meine eigene Auffassung, an der ich auch jetzt noch festhalte, habe ich in einem Vortrag auf der Breslauer Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft formuliert. Ich betonte, dass es sich bei den von Issakówitsch angestellten Experimenten „keinenfalls um eine reine Temperatur- oder Hungerwirkung handle, sondern dass auch die Beschaffenheit des Geschlechtsapparats ein Wort mitspreche." Fortgesetzte Parthenogenese führe schon als solche in der Beschaffenheit der Tiere zu Veränderungen, welche die Entwickelung der Geschlechtsgeneration veranlassen. „Diese Umformung der Zellen könne durch einen entgegengesetzt wirkenden Faktor, wie die Wärme, vielleicht dauernd zurückgedrängt werden." Geselle sich dagegen zu ihr noch die gleichgesinnte Wirkung niedriger Temperatur, so werde die Bildung männlicher Eier beschleunigt. Dass nun außer männlichen (d. h. Männchen erzeugenden) Eiern auch noch die stets Weibchen erzeugenden Wintereier gebildet werden, suchte ich daraus zu erklären, dass es verschiedene Grade der Veränderung in den Ernährungsbedingungen des Eierstocks gäbe. Wenn die Veränderungen relativ geringfügig seien, so bilden sich die Männchen erzeugenden im Durchschnitt kleineren Eier. Wenn dagegen die Veränderungen noch eine weitere Steigerung erführen, so wäre die Folge, dass ganze Eigruppen im Ovar zugrunde gingen. Indem dieselben zur Ernährung einiger, erhalten gebliebener, zur Entwickelung gelangender Eier dienten, würden letztere nunmehr wieder weibliche Beschaffenheit gewinnen. Diese Auffassung schließt die Annahme in sich, dass Eier, welche eine Tendenz zu arrhenotoker Entwickelung gewonnen haben, durch äußere Einflüsse — in vorliegendem Fall bessere Ernährung innerhalb des Ovars — zu Weibchen erzeugenden Dauereiern umgeprägt werden können. Ich suchte damals die Veränderung der parthenogenetischen Subitaneier zu männlichen und im weiteren Verlauf zu Wintereiern aus Veränderungen der Kernplasmarelation zu erklären, eine Erklärung, auf deren Berechtigung ich hier zunächst nicht eingehen möchte.

Gegenüber der extremen Auffassung Issakówitsch's traten Keilhack, Strohl und Kuttner für die Weismann'sche Lehre ein, dass der Entwickelungszyklus der Daphniden von äußeren Faktoren unabhängig sei und ausschließlich durch innere Faktoren bestimmt werde. Diese Widersprüche veranlassten ausgedehnte Untersuchungen, welche einesteils von Woltereck und seinen Schülern vor allem v. Scharfenberg angestellt wurden, andererseits von Papanikolau im zoologischen Institut zu München. Dieselben haben zu erfreulich übereinstimmenden Resultaten geführt, welche im wesentlichen die von mir auf Grund der Arbeit Issakó-

witsch's vertretene Auffassung bestätigen. Es hat sich herausgestellt, dass sowohl innere Faktoren, wie Weismann lehrte, als auch äußere Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung eine große Rolle spielen; die ersten geben gleichsam den Grundton der Entwickelung an, welche durch äußere Einflüsse variiert werden kann. Frisch aus dem Ephippium ausgeschlüpfte Daphniden haben unter gewöhnlichen Bedingungen eine so starke Tendenz zur Parthenogenesis, dass es weder durch Kälte noch durch Hunger möglich ist, die bisexuelle Fortpflanzung (Woltereck) oder Gamogenesis (Papanikolau) auszulösen. Erst allmählich, bei einigen Arten später, bei anderen früher, ändert sich der Zustand der Tiere, so dass eine Beeinflussung durch äußere Faktoren möglich ist. Dieser Zustand wird von den Autoren „der labile Zustand" genannt. Dabei stellt es sich heraus, dass Kälte und Hunger den Eintritt der Gamogenesis begünstigen, Wärme und reichliche Fütterung ihn hinausschieben. Woltereck ist es sogar geglückt, einige Daphnienarten Jahrelang zu züchten, ohne dass es zur Bildung von Wintereiern gekommen wäre[4]).

Was an den Untersuchungen v. Scharfenberg's und Papanikolau's weiterhin völlig neu und von besonderem Interesse ist, ist der Nachweis, dass der Eintritt der labilen Periode, in welcher der Charakter der Eizellen beeinflusst werden kann, in doppelter Weise bedingt ist, 1. durch die Zahl der aufeinanderfolgenden Generationen, welche aus einem Ephippialei gezüchtet werden, 2. durch die Zahl der Gelege, welche von einem und demselben Weibchen geliefert werden. Die Lebensdauer eines Daphnidenweibchens erstreckt sich nämlich über mehrere Monate. In dieser Zeit produziert es viele Gelege, bei *Simocephalus* ca. 15, welche in Zwischenräumen von einigen Tagen gelegt werden, anfänglich in kürzeren, später in längeren Intervallen. Tiere, welche aus einem der ersten Gelege stammen (proterogenotoke Tiere Papanikolau's), haben eine stärkere parthenogenetische Tendenz als Tiere späterer Gelege (meso- und

4) Hierbei hat sich ein Unterschied zwischen den Untersuchungen v. Scharfenberg's und Papanikolau's ergeben. v. Scharfenberg, welcher fast ausschließlich Modifikationen in der Ernährung bei seinen Untersuchungen benutzte, fand bei *Daphnia magna*, dass nur die Bildung der Wintereier durch äußere Faktoren beeinflusst werde, nicht die Bildung der Männchen. Das Erscheinen der letzteren sei regellos; sie können schon frühzeitig in der Generationsfolge auftreten. Papanikolau dagegen, welcher vorwiegend den Einfluss der Temperatur untersuchte, kam zum Resultat, dass *Simocephalus* und *Moina* lange Zeit über nur parthenogenetische Weibchen liefern. Wenn Männchen auftreten, sei es unter normalen Kulturbedingungen, sei es unter dem Einfluss von Kälte, so geschieht es ungefähr gleichzeitig mit dem Auftreten von Wintereiern oder doch nur wenig früher. Woltereck steht mit Papanikolau auf gleichem Standpunkt; er stellt zwei Kategorien von Eiern einander gegenüber, unisexuelle oder parthenogenetische und bisexuelle, welche entweder Männchen oder Ephippien liefern. Zwischen den Anlagen zu bisexuellen Weibchen und männlichen Eiern soll eine Verkoppelung existieren, so dass sie gemeinsam auf äußere und innere Ursachen reagieren.

metagenotoke Tiere). In analoger Weise unterscheiden sich Tiere früherer Generationen (proterogene Tiere Papanikolau's) von Tieren späterer Generationen (metagenen Tieren). Man kann daher von einem Altern der Daphniden und einer dadurch bedingten Veränderung in der Konstitution ihrer Eier in doppeltem Sinn reden. Im Lauf der Monate altert sowohl die einzelne Daphnide als auch die aus einem Ephippium gezüchtete Generationsfolge. Die mit diesen beiden Formen des Alterns verbundenen Veränderungen kombinieren sich und bedingen gemeinsam den Eintritt der bisexuellen Fortpflanzung, welche somit in einer späteren Generation schon bei einem früheren Gelege eintritt, in einer früheren Generation erst bei einem späteren Gelege. Daher ist es bei den ersten Gelegen der ersten Generationen weder Woltereck und Scharfenberg, noch Papanikolau geglückt, eine sexuelle Umstimmung zu erzielen. Woltereck schließt hieraus, es sei auf diesem Stadium überhaupt unmöglich, eine Umstimmung herbeizuführen, während Papanikolau der Ansicht ist, es möchte bei geeignetem Experimentieren vielleicht doch gelingen; er habe bei seinen Versuchen den Fehler begangen, die Kälte zu plötzlich einwirken zu lassen, was schädigend wirke. Vielleicht könne man durch allmähliche Einwirkung günstigere Resultate erzielen. Dass die sexuelle Disposition der Daphniden auf sehr frühen Zuständen durch Temperatur beeinflusst werden kann, hat übrigens Woltereck selbst wahrscheinlich gemacht; indem er Ephippien bei 23° C. züchtete, fand er, dass Bisexualität in der ersten Generation der Kultur eintrat. Diese Erfahrung hat noch ein weiteres Interesse, da sie erkennen lässt, dass die Temperatur eine ganz verschiedene Einwirkung ausübt, je nach dem Zeitpunkt, auf welchem sie zur Anwendung gelangt. Denn während erhöhte Temperatur in der postephippialen Zeit Parthenogenese begünstigt, wirkt sie auf das Ephippium im gegenteiligen Sinne. Fassen wir die Resultate der mitgeteilten Experimente und Zuchtversuche zusammen, so können wir folgende Sätze aufstellen.

1. Fortgesetzte parthenogenetische Fortpflanzung verändert im Lauf mehrerer Generationen die Beschaffenheit der Daphniden. Infolge davon werden die parthenogenetischen, Weibchen erzeugenden Eier durch Männchen erzeugende Eier ersetzt, im weiteren Verlauf durch Eier, welche mit anderen degenerierenden Eiern verschmelzen und so zu befruchtungsbedürftigen, Weibchen erzeugenden Wintereiern werden.

2. Niedere Temperatur und Futtermangel begünstigt diesen Umwandlungsprozess.

3. Befruchtung, Wärme, gute Fütterung wirken ihm entgegen.

Papanikolau hat nun weitere Merkmale herangezogen, welche, beweisen, dass auch abgesehen von den Sexualitätsverhältnissen, Veränderungen in der Daphnidenorganisation durch innere und äußere

Einflüsse hervorgerufen werden. Mit der Zahl der verschiedenen Gelege und der aufeinander folgenden Generationen nimmt die Größe der Eier zu. Dagegen nimmt die Zahl der zu einem Gelege gehörigen Eier ab. Auch die Intervalle zwischen zwei Eiablagen werden von Gelege zu Gelege, von Generation zu Generation länger. Weiterhin verändert sich die Wachstumsenergie; dieselbe vermindert sich im Lauf der Kultur und zwar abermals sowohl von Gelege zu Gelege, wie von Generation zu Generation. So kommt es, dass die fortpflanzungsfähigen Tiere immer kleiner werden, obwohl doch die Eier, aus denen sie stammen, eine Größenzunahme erfahren hatten. Am auffälligsten ist die Abnahme der Körpergröße bei den Männchen der Daphniden. Die Größenzunahme, welche sich im Verlauf der Kultur für die Eizellen herausgestellt hat, scheint auch für die übrigen Körperzellen zu gelten. Papanikolau konnte das für die Darmepithelzellen nachweisen, welche bei den Tieren späterer Gelege und späterer Generationen eine bedeutendere Größe besitzen, während doch die Körpergröße der entsprechenden Tiere sich umgekehrt verhält. Mit der Größenzunahme der Zellen geht Hand in Hand eine Vergrößerung und Chromatinanreicherung der Kerne. In gleichem Sinn wie das zunehmende Alter scheint Herabsetzung der Temperatur zu wirken. Namentlich zeichnen sich die Wärmetiere durch Kleinzelligkeit aus. Schließlich ist noch für *Moina rectirostris* eine zunehmende Verfärbung der Eier hervorzuheben, welche zur Zeit der unisexuellen Fortpflanzung violett sind und später allmählich ein schmutziges Blau annehmen[4]).

Es ist nun die Frage aufgeworfen worden, ob außer den genannten noch anderweitige äußere Einwirkungen befähigt sind, Gamogenesis hervorzurufen. Langerhans hat sich bemüht, zu

---

5) Im Anschluss an die Verhältnisse der Daphniden erwähne ich die vielfach bei der Diskussion des Geschlechtsproblems erörterten Zustände von *Dinophilus apatris*. Dieser Wurm hat sehr kleine Eier, aus denen sich Männchen, und sehr große dotterreiche Eier, aus denen sich Weibchen entwickeln. Wenn man Kälte anwendet, verändert sich das Sexualverhältnis zugunsten der Männchen, bei Wärme zugunsten der Weibchen. Dieses Resultat hat etwas Überraschendes, wenn man berücksichtigt, dass bei Daphniden die Temperaturen, soweit es sich um die parthenogenetischen Eier handelt, im entgegengesetzten Sinne wirken. Der Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer; er klärt sich auf, wenn man berücksichtigt, dass die Weibchen liefernden Eier des *Dinophilus* ihre Größe dem Umstand verdanken, dass viele Eikeime zu einem großen dotterreichen Ei verschmelzen. Die weiblichen Eier des *Dinophilus* sind somit den Wintereiern der Daphniden zu vergleichen, dagegen nicht den Weibchen erzeugenden parthenogenetischen Eiern dieser Tiere. Bei dieser Vergleichsweise ergibt sich Übereinstimmung in der Art der Temperaturwirkung zwischen *Dinophilus* und den Daphniden, indem auch bei diesen die Wintereier bei Kältewirkung im allgemeinen später entstehen als die Männchen liefernden parthenogenetischen Eier. Es fehlen eben bei *Dinophilus* die parthenogenetischen Weibchen liefernden Eier (vgl. übrigens oben die anderweitige Erklärung der Befunde, welche Shearer (S. 16) gegeben hat).

zeigen, dass chemische Veränderungen des Wassers, wie sie durch den Lebensprozess der Daphniden hervorgerufen werden, vor allem Anreicherung des Wassers durch Exkretstoffe einen sehr wirksamen Faktor bilden. Sicherheit hierüber scheint mir nicht erzielt zu sein, was auch die Ansicht Papanikolau's und Woltereck's ist; immerhin verdient die Frage weitere Beachtung, um so mehr, als sich in der Neuzeit die Angaben häufen, dass chemische Einflüsse auch sonst bei der Auslösung der Gamogenesis eine wichtige Rolle spielen. Ich nenne hier die sich auf Protozoen beziehenden Angaben des italienischen Forschers Enriquez, vor allem aber die in sehr ausführlicher Darstellung vorliegenden Untersuchungen Shull's über das Rädertier *Hydatina senta*.

Hydatina senta wurde früher schon und zwar zuerst von Maupas, später von Nussbaum, Whitney, Punnett u. a. zum Gegenstand experimenteller Forschung gemacht. Die dabei gewonnenen Resultate lauten sehr widersprechend. Nach Maupas soll Gamogenesis durch Wärme, nach Nussbaum durch schlechte Ernährung veranlasst werden. Punnett widerspricht beiden und stellt, ähnlich wie es Weismann für Daphniden getan hat, die Einwirkung äußerer Faktoren überhaupt in Abrede; er züchtete verschiedene Stämme von *Hydatina* durch viele Generationen und fand, dass manche Stämme den parthenogenetischen Charakter beibehielten, dass andere dadurch ausgezeichnet waren, dass sie ab und zu spärliche oder fast in jeder Generation eine größere Zahl arrhenotoke Weibchen produzierten. Wandte Punnett Wärme an, so entstanden zwar kleine Eier, welche in dieser Hinsicht wie Männchen erzeugende Eier aussahen, tatsächlich aber Weibchen lieferten; wurde die Nahrung eingeschränkt, so wurde die Zahl der zur Ablage gelangenden Eier geringer, ohne dass der der Kultur eigentümliche Charakter eine Veränderung erfahren hätte. Zu diesen Kulturen Punnett's möchte ich zweierlei bemerken. Erstens empfiehlt es sich, den Ausdruck arrhenotoke Weibchen fallen zu lassen und wie bei den Phytophthiren von Sexuparae zu sprechen. Denn alle Untersucher stimmen darin überein, dass die Männchen liefernden Eier und die — ausschließlich Weibchen erzeugenden — Wintereier von *Hydatina* in ihrer ersten Anlage die gleiche Beschaffenheit besitzen. Ob die betreffenden Eier die eine oder die andere Entwickelung einschlagen, hängt von der Begattung ab. Bleibt das sexupare Weibchen unbegattet, so erzeugt es nur Männchen; wird es dagegen kurz nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei befruchtet, so entwickelt es die größeren dickschaligen Dauereier.

Der zweite Punkt, den ich hervorheben möchte, bezieht sich auf die Art der Kulturführung. Es ist sehr zu bedauern, dass Punnett seine Kulturen nicht aus Wintereiern herangezogen hat. Daher lässt sich nicht entnehmen, ob die bei den einzelnen Stämmen

erzielten Unterschiede nicht durch Unterschiede im Generationsalter bedingt sind. Es könnte auch bei den Rotatorien wie bei den Daphniden im Lauf der Generationsfolge und der Gelege der Charakter der Kolonie sich allmählich verändern und eine gesteigerte Neigung zur Gamogenese sich entwickeln. Wir hätten dann zu erwarten, dass die ersten Generationen der Kultur mit Zähigkeit an der parthenogenetischen Fortpflanzung festhalten, so dass äußere Einwirkungen keine Veränderung des Sexualcharakters ermöglichen; erst allmählich würde sich der labile, beeinflussbare Zustand der Kultur entwickeln. Wärme als ein der Parthenogenese günstiger Faktor, würde dann keine auffällige Veränderung an der Kultur herbeiführen, wohl aber herabgesetzte Temperatur und voraussichtlich auch Hungereinwirkung. Dass Punnett mit schlechter Ernährung keine Resultate außer verminderte Fruchtbarkeit erzielte, ist wohl nur eine Folge, dass die veränderte Ernährung nicht im geeigneten Moment einsetzte.

Die neuesten Untersuchungen über Geschlechtsbeeinflussung bei *H. senta* verdanken wir dem Amerikaner Shull. Dieselben stützen sich auf ein ganz enormes Material. Weibchen, welche, soweit sich aus den Angaben entnehmen lässt, erst kürzlich aus Wintereiern ausgeschlüpft waren, wurden als eine Stammkultur 81 Generationen lang gezüchtet; als Ausgangspunkt für jede nächstfolgende Generation wurde womöglich ein erstgeborenes Weibchen benutzt, welches bei Daphniden sich, wie wir gesehen haben, durch eine hochgradige parthenogenetische Tendenz auszeichnet. Gleichwohl traten schon in der ersten rein weiblichen Generation zahlreiche sexupare Weibchen auf. Ihre Zahl nahm gelegentlich ab, dann wieder zu u. s. f. Um dies einigermaßen klar zu machen, habe ich die Resultate für die 1., 2., 3. und 4. Gruppe von je 20 Generationen zusammengestellt.

Summen der sexuparen und parthenogenetischen Weibchen der Generationen.

1—20	482 : 434
21—40	73 : 780
41—60	262 : 534
61—80	171 : 500.

Diese Zusammenstellung lässt erkennen, dass die Zahl der sexuparen Weibchen in den erst frisch vom Winterei abstammenden Generationen größer ist als in irgendeinem späteren Zeitpunkt des Entwickelungszyklus, im vorliegenden Fall sogar größer als die Zahl der parthenogenetischen Weibchen. Das ist ein Resultat, welches gar nicht zu der herrschenden Auffassung vom Generationszyklus der Rotatorien passt und im Widerspruch steht mit den Ergebnissen, welche an anderen zyklisch sich fortpflanzenden Tieren,

vor allem den Daphniden gewonnen wurde. Das Gleiche gilt von einem anderen Züchtungsresultat, zu welchem Shull gelangt ist, dass, wenn man von Geschwistern einer und derselben Generation das erste und das letzte zur Aufzucht verwendet, jenes mehr sexupare Individuen liefert, als dieses, während doch bei Daphniden gerade die letzten Gelege eine gesteigerte Tendenz zur Sexualität besitzen. Weitere Kulturversuche müssen erst Klarheit schaffen, ob bei dem von Shull benutzten Material eine durch außergewöhnliche Verhältnisse bedingte Ausnahme von der Regel vorliegt, oder ob die Rotatorien sich in der Tat anders verhalten wie die Cladoceren und Phytophthiren. Auch muss festgestellt werden, auf welchem Stadium des Generationszyklus es zur Entwickelung rein parthenogenetischer Reihen kommt, wie sie doch wiederholt schon von anderen Forschern beobachtet worden sind.

Shull erklärt seine Befunde, indem er dem bisher so hoch bewerteten Einfluss, welchen innere Faktoren auf den Verlauf des Generationszyklus haben, so gut wie keine Bedeutung beimisst. Maßgebend sei die chemische Beschaffenheit des Wassers, welche im Lauf einer Kultur sich immer mehr durch Anreicherung mit Exkretstoffen verändere. Die veränderte Beschaffenheit des Wassers soll nicht, wie von anderer Seite vermutet wurde, die Gamogenesis, sondern die Parthenogenese begünstigen. Shull führt zur Stütze seiner Ansicht eine große Zahl von Versuchen an, bei denen er abfiltriertes Wasser alter Kulturen zu Zuchtzwecken benutzte. Die Versuche wurden so angestellt, dass von nahe verwandten parthenogenetischen Weibchen derselben Generation, womöglich Geschwistern, das eine in Quellwasser, das andere im Wasser älterer Kulturen aufgezogen wurde; es stellte sich heraus, dass bei der Aufzucht in altem Kulturwasser die Zahl der Sexuparen bis auf 0 eingeschränkt werden konnte. Auch dieses Ergebnis ist genau das Gegenteil von dem, was für andere Tiergruppen behauptet wird. In der Neuzeit hat Enriquez die Fortpflanzungsverhältnisse der Protozoen untersucht, bei denen in ähnlicher Weise, wie bei Rotatorien der Übergang von Parthenogenesis zur Gamogenesis, so der Übergang von vegetativer Vermehrung zur Befruchtung herbeigeführt wird. Enriquez kommt zum Resultat, dass durch Anhäufung von Exkretstoffen und durch mancherlei chemische Einflüsse die Befruchtungsvorgänge der Protozoen ausgelöst würden.

In einer zweiten Arbeit hat Shull seine Untersuchungen über chemische Einflüsse erweitert und weitere Untersuchungen über thermische Einflüsse mitgeteilt. Er fand, dass ein Dekokt von Pferdemist, ferner alkalische Substanzen wie Harnstoff, Ammoniaksalzen, Lösungen von Fleischextrakt und Kreatin die Zahl der Sexuparen herabsetzen. Eine Steigerung derselben trat dagegen ein, wenn niedere Temperaturen (bis 10° C.) angewandt wurden. Letzteres

würde mit den bei anderen Tieren gewonnenen Resultaten übereinstimmen. Von besonderem Interesse sind schließlich noch die Kreuzungsversuche. Shull kultivierte zwei von ganz verschiedenen Orten stammende Hydatinen in reinen Linien und stellte für jede das Verhältnis der parthenogenetischen zu den sexuparen Formen fest. Wenn er dann eine Kreuzung zwischen Individuen der beiden reinen Linien ausführte, trat jedesmal eine Veränderung des Sexualverhältnisses ein und zwar in der Art, dass die Zahl der Sexuparen eine ganz erhebliche und andauernde Steigerung erfuhr. In einem Fall war das Prozentverhältnis der Sexuparen in einer reinen Linie (a) 1,6 %, in der zweiten (b) 6,6 %, in der parallel unter sonst gleichen Bedingungen geführten Kreuzungskultur (c) 22,1 %. Für drei andere Parallelkulturen waren die Verhältniszahlen:

a^1 19,8, b^1 23,0, c^1 23,9 %
a^2 17,5, b^2 18,9, c^2 27,6 %
a^3 18,8, b^3 15,9, c^3 37,6 %.

Wir hätten nun die bei Daphniden und Rotatorien gewonnenen Resultate einer Beurteilung vom Standpunkt der Chromosomenlehre zu unterwerfen. Wenn auch vieles besonders bei den Rotatorien kontrovers und unverständlich ist, so ist doch die Übereinstimmung mit dem Generationszyklus der Aphiden eine so weitgehende, dass man alle Ursache hat, sich zu fragen, ob nicht ähnliche Veränderungen der Chromosomen, wie sie von Aphiden bekannt sind, auch hier wiederkehren. Leider lassen uns die Beobachtungen im Stich, was um so mehr zu bedauern ist, als noch eine zweite auf einer anderen Anologie basierende zellulare Erklärung der Erscheinung aufgestellt worden ist. Dieselbe stammt von Doncaster und wurde auch von Castle vertreten. Die Analogie, welche herangezogen wird, ist durch die Fortpflanzungsverhältnisse der Hymenopteren gegeben. Die so viel erörterten äußerst interessanten Tatsachen, welche hier in Betracht kommen, sind folgende. Bei allen Hymenopteren ist Parthenogenesis weit verbreitet, am verbreitesten bei den Blattwespen. Bei diesen können viele parthenogenetische Generationen, bei denen somit unbefruchtete Eier immer wieder Weibchen liefern, aufeinander folgen, ehe Männchen auftreten und dadurch Gamogenesis ermöglicht wird. Das befruchtete Ei liefert stets Weibchen mit stark parthenogenetischer Tendenz und inauguriert somit eine lange Serie weiblicher Generationen. Durch Abkürzung des parthenogenetischen Zyklus und demgemäß Herabsetzung der parthenogenetischen Tendenz des befruchteten Eies unterscheiden sich die Gallwespen, die gallikolen Hymenoptern, von den Blattwespen. Aus den befruchteten Eiern dieser Tiere schlüpfen „agame“ Weibchen; diese liefern auf parthenogenetischem Weg arrhenotoke und thelytoke Eier, demgemäß Männchen und Weibchen, welche kopulieren und

so wieder das befruchtete Ei erzeugen. Eine weitere Einschränkung der Parthenogenesis ist bekanntlich für Staaten bildende Hymenopteren Bienen, Wespen und Ameisen nachgewiesen. Parthenogenetische Eier entwickeln sich bei ihnen, mögen sie von Arbeiterinnen oder Königinnen gelegt werden, stets zu Männchen, befruchtete Eier dagegen zu Weibchen. Nur bei Ameisen kann es wohl als erwiesen gelten, dass unbefruchtete Eier geschlechtlich heranreifender Arbeiterinnen gelegentlich Arbeiterinnen, also Weibchen liefern. Ob sich in manchen Fällen aus befruchteten Eiern der Bienen auch einmal Drohnen entwickeln können, wie man aus einigen Vererbungserscheinungen erschlossen hat, lasse ich dahingestellt. Wäre es der Fall, so würde die Einschränkung der geschlechtsbestimmenden Bedeutung der Parthenogenese, welche sich bei den Hymenopteren Schritt für Schritt verfolgen lässt, bei den Bienen noch weitere Fortschritte gemacht haben.

Für die zytologische Beurteilung der hier zusammengestellten Tatsachen liegen mancherlei wichtige Beobachtungen vor. Bei Bienen und Wespen sind die Reifungsteilungen der Spermatozoen genau untersucht. Bei der ersten Reifeteilung unterbleibt die Teilung der Äquatorialplatte und somit des Kerns; es wird als erster Richtungskörper nur ein Stückchen Protoplasma abgeschnürt. Bei der zweiten Reifeteilung beteiligt sich der Kern; aber es entstehen ähnlich wie wir es bei Aphiden kennen gelernt haben, zweierlei Spermatiden, größere und kleinere, von denen die letzteren zugrunde gehen. Man kann das so deuten, dass es Männchen und Weibchen erzeugende Spermatiden gibt und dass nur letztere am Leben bleiben, so dass befruchtete Eier nur Weibchen liefern können. Es wäre nun denkbar, dass gelegentlich einmal auch Männchen erzeugende Spermatozoen erhalten blieben. Dies würde erklären, dass Männchen aus befruchteten Eiern hervorgehen, womit sich die Möglichkeit ergeben würde, dass auch Drohnen bei Kreuzung verschiedener Rassen ausnahmsweis einmal Bastardcharaktere besitzen können.

Wie kommt es nun, dass unbefruchtete Eier sich zu Drohnen entwickeln? Es scheint jetzt festzustehen, dass Drohneneier wie die Weibcheneier in normaler Weise zwei Richtungskörper abschnüren und somit die übliche Reduktion der Chromosomenzahl erfahren. Die Drohnen unterscheiden sich somit von den Königinnen und Arbeiterinnen dadurch, dass sie die halbe Zahl der Chromosomen besitzen. Hierin erblicken Castle und Doncaster die Ursache der Geschlechtsbestimmung. Die zytologische Formel der Geschlechtsbestimmung für Bienen und wahrscheinlich auch für Wespen würde somit lauten: Eier, welche nur das mütterliche Chromosomensortiment enthalten, sind zu Männchen prädestiniert; Eier mit mütterlichem und väterlichem Chromosomensortiment werden zu Weibchen. Vielleicht ist es richtiger zu sagen: Eier mit doppeltem Chromosomen-

sortiment; denn dann würde auch den Fällen Rechnung getragen, in denen Arbeiterinnen von Ameisen, also unbefruchtete Weibchen, Arbeiterinnen erzeugen, wenn wir die weitere Annahme machen, dass hier nur ein Richtungskörper gebildet wird und demgemäß die Reduktion der Chromosomen unterbleibt.

Die hier entwickelte Auffassung findet eine wichtige Stütze in den Untersuchungen Doncaster's über die Blattwespen und die Gallwespe *Neuroterus lenticularis*. Ich beschränke mich in meiner Darstellung auf letztere. Aus den befruchteten Eiern von *Neuroterus lenticularis* entwickeln sich ausschließlich Weibchen, die sich parthenogenetisch fortpflanzen. Obwohl dieselben nach äußeren Merkmalen zunächst nicht unterschieden werden können, sind sie doch zweierlei Art, die einen erzeugen abermals Weibchen, die anderen Männchen. Die Unterschiede zwischen beiden prägen sich zum erstenmal während der Eireife aus; die Weibcheneier sind dadurch ausgezeichnet, dass ihr Kern frühzeitig in die Tiefe rückt; daher schnüren sie keinen Richtungskörper ab und behalten die volle Chromosomenzahl 20 bei; die Männcheneier bewahren die oberflächliche Lage des Kerns; sie erfahren beide Reifeteilungen und entwickeln sich somit ähnlich den unbefruchteten Bieneneiern mit der halben Chromosomenzahl, nämlich 10. In der Bildung der beiden Richtungskörper stimmen die Männcheneier mit den befruchtungsbedürftigen Eiern der Sommergeneration überein.

Doncaster hat auch die Spermatogenese untersucht. Wie bei Bienen und Wespen wird bei der ersten Reifeteilung ein kernloser Richtungskörper abgeschnürt, nach der zweiten Reifeteilung entwickeln sich beide Spermatiden zu Spermatozoen. Wahrscheinlich sind dieselben verschiedener Natur — Doncaster beschreibt auch ein rätselhaftes Körperchen, welches neben der Reifungsspindel liegt und nur in eine der beiden Spermatiden gerät —; die einen Spermatozoen würden dann die Hälfte der Eier zu Männchenerzeugern stempeln, die anderen die zweite Hälfte der Eier zu Weibchenerzeugern.

Wir hätten hier somit einen zweiten Modus der zytologischen Geschlechtsbestimmung gegeben, einen Modus, bei dem die Männcheneier sich von den Weibcheneiern nicht nur durch den Mangel eines x-Chromosoms, sondern eines ganzen Chromosomensortiments unterscheiden.

Es fragt sich nun, welchem der beiden Modi folgen Daphniden und Rotatorien? dem für die Mehrzahl der Insekten geltenden oder dem für Hymenopteren erwiesenen? Castle nimmt den Hymenopteren-Typus an; er kann sich hierbei auch auf die Beobachtung berufen, welche v. Erlanger und später Whitney an Rotatorien gemacht haben. Bei Rotatorien besitzen die parthenogenetischen Eier nur 1 Richtungskörper, wenn sie sich zu Weibchen entwickeln; die Männcheneier dagegen erfahren wie bei

den Hymenopteren eine doppelte Richtungskörperbildung und gleichen somit trotz ihrer parthenogenetischen Entwickelung den Dauereiern. Für die Daphniden sind die einschlägigen Verhältnisse noch unbekannt. Wir wissen hier nur, dass die parthenogenetischen Eier nur einen Richtungskörper bilden; ob von dieser Regel die Männcheneier eine Ausnahme darstellen und keine Reifeteilungen erfahren, ist unbekannt. Die Untersuchungsbedingungen sind hier äußerst ungünstig. Abgesehen von etwas geringerer Größe und manchmal auch etwas abweichender Färbung (*Moina*) sind die Männcheneier von den Weibcheneiern nicht zu unterscheiden. Auch ist ihre Zahl sehr viel geringer, so dass man bei der Untersuchung die Chancen hat, auf viele Weibcheneier zu stoßen, ehe man einem Männchenei begegnet. Dazu kommt, dass die Männcheneier nicht auf bestimmte Weibchen beschränkt sind, sondern eingestreut zwischen Weibcheneiern vorkommen.

Wir stehen hier vor einer Reihe unentschiedener Fragen, welche der zukünftigen Forschung ein reiches Feld eröffnen. Zunächst gälte es zu entscheiden, ob die Untersuchungen Doncaster's über Hymenopteren uns ein erschöpfendes Bild geben von den zytologischen, die Geschlechtsdifferenzierung begleitenden und sie offenbar auch bedingenden Vorgängen. Es würde damit klar gelegt werden, dass neben dem an erster Stelle betrachteten, durch zahlreiche Untersuchungen außer Zweifel gestellten Typus der Geschlechtsbestimmung, welchen wir den Heterochromosomentypus nennen können, noch ein zweiter Typus existiert, für den ich vorschlage, die Bezeichnung „Hymenopterentypus" einzuführen, solange noch nicht festgestellt ist, was an ihm das Charakteristische ist und ob er nicht etwa eine Modifikation des Heterochromosomentypus ist. Interessant wäre es nun des Weiteren festzustellen, ob die Rotatorien und Daphniden dem einen oder dem anderen Typus sich einordnen oder vielleicht auch ihrerseits Besonderheiten besitzen.

III. Die Protozoen und das Sexualitätsproblem.

Im Anschluss an die durch zyklische Fortpflanzung ausgezeichneten Metazoen möchte ich noch einige Worte über die Geschlechtsvorgänge bei Protozoen sagen. Wir haben bei denselben ebenfalls zyklische Vorgänge, welche in vieler Hinsicht an den Generationszyklus der Metazoen erinnern, nur dass die parthenogenetische Fortpflanzung durch vegetative Fortpflanzung (Teilung und Knospung) ersetzt ist. Wenn es auch noch nicht für alle Arten erwiesen ist, so genügen doch die vorliegenden Beobachtungen, um es als einen allgemein gültigen Satz aufzustellen, dass die vegetative Fortpflanzung der Protozoen zeitweilig durch Befruchtungsprozesse, sogen. Konjugations- und Kopulationsepidemien unterbrochen wird. Die sich untereinander vereinigenden Tiere, die Gameten, sind vielfach

untereinander gleich oder so wenig verschieden, dass man kein Recht hat, von geschlechtlicher Differenzierung zu sprechen (Isogamie). In anderen Fällen ist dagegen ein deutlicher Dimorphismus der Geschlechter, ein Unterschied von Makro- und Mikrogameten vorhanden (Anisogamie). Trotz aller gegenteiligen Behauptungen halte ich an der Auffassung fest, dass die Anisogamie sich allmählich aus der Isogamie entwickelt hat. Man findet daher die verschiedensten Formen der sexuellen Differenzierung vor. Auch der Zeitpunkt, in welchem der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Tieren während der Generationsfolge der Protozoen eintritt, ist sehr verschieden und variiert nach den einzelnen Klassen und Ordnungen, ja sogar den einzelnen Gattungen der Tiere, ähnlich wie wir es auch bei Nematoden und Phytophthiren kennen gelernt haben. Bei einigen Peritrichen wird die Differenzierung des männlichen und weiblichen Geschlechts durch eine bestimmte Teilung herbeigeführt. Enriques schildert von *Opercularia coarctata*, dass die vegetative Vermehrung durch eine „sexuelle Teilung" abgeschlossen wird, bei welcher ein Individuum in zwei ungleiche Stücke zerlegt wird, ein größeres Stück, den Makrogameten, und ein kleineres, welches sich aufs neue teilt und zwei Mikrogameten liefert. Noch ausgesprochener ist der Charakter der sexuellen Teilung nach den Untersuchungen Engelmann's bei *Vorticella microstoma*. Während die Vorticellen sich gewöhnlich nach Art anderer Infusorien durch Teilung vermehren, schnürt sich beim Eintritt der Befruchtungsperiode von einem Muttertier, dem Makrogameten, eine kleine Knospe, der Mikrogamet ab, welche herumschwärmt und mit einer anderen Vorticelle kopuliert. Bei koloniebildenden Peritrichen, bei *Carchesium*, *Epistylis*, besonders schön bei *Zoothamnium* tritt die geschlechtliche Differenzierung innerhalb einer Kolonie ein, indem einige Individuen zu Makrogameten werden, andere dagegen durch zwei bis drei rasch aufeinander folgende Teilungen 4—8 Mikrogameten liefern. Hier wird somit die Konjugation von langer Hand vorbereitet; allmählich entwickelt sich in einer Kolonie die geschlechtliche Differenzierung der Individuen. Ähnlich ist es auch bei den Volvocineen. Doch gibt es bei denselben außer hermaphroditen noch getrennt geschlechtliche Kolonien. Bei den letzteren muss man die sexuelle Differenzierung noch weiter zurückverlegen und annehmen, dass die sogen. Parthenogonidie, aus deren Teilung die Volvoxkolonie stammt, trotz ihres indifferenten Aussehens schon sexuell vorausbestimmt ist. In ähnlicher Weise glauben Schaudinn, Hartmann, Prowazek und A. bei Coccidien und Haemosporidien die sexuelle Differenzierung weit zurückverfolgen zu können. Schon lange ehe es zu einer Kopulationsepidemie komme, sei es möglich, unter den in vegetativer Vermehrung (Schizogonie) begriffenen Tieren eine männliche und weibliche

Reihe zu unterscheiden, sogen. Makrogametocyten und Mikrogametocyten. Es ergibt sich hieraus die Möglichkeit, dass der Unterschied männlicher und weiblicher Individuen zu allen Zeiten vorhanden ist, nur während der vegetativen Vermehrung im latenten Zustand, dass vielleicht schon im Moment der Befruchtung des „Ookineten" entschieden wäre, ob aus ihm Makrogametocyten oder Mikrogametocyten entstehen, eine Auffassung, die in Schaudinn ihren Verteidiger gefunden hat.

Fragen wir nach den Einflüssen, welche die sexuelle Differenzierung der Protozoen herbeiführen, so sind wie bei Daphniden und Rotatorien zwei extreme Auffassungen möglich, von denen die eine die Veranlassung zu den Konjugationsepidemien in äußeren, die andere in inneren Faktoren sucht. Beide Auffassungen haben ihre Vertreter gefunden. Während aber bei den Metazoen die Mehrzahl der Forscher geneigt ist, die Ursachen in den zyklischen Veränderungen der inneren Faktoren zu suchen, herrscht bei den Protozoenforschern die Tendenz, das Hauptgewicht auf die äußeren Lebensbedingungen zu legen. Besonders ist es in der Neuzeit Enriques gewesen, welcher für *Colpoda Steini* die beim Eintrocknen des Wassers eintretende Erniedrigung des Wasserspiegels, für andere Infusorien Veränderungen in der chemischen Beschaffenheit des Wassers als Ursache der Konjugation bezeichnete.

Innere Faktoren bei der ursächlichen Erklärung der Befruchtungsprozesse der Protozoen gänzlich ausschließen zu wollen, halte ich für ein aussichtsloses Beginnen, welches mit den elementarsten Erfahrungen der Protozoenforschung im Widerspruche steht. Diese lehren, dass Hungerkulturen Befruchtungsprozesse auslösen, bei Infusorien Konjugationen, bei anderen Protozoen Enzystierungen, welche nicht selten wie z. B. bei *Actinosphaerium Eichhorni* mit Befruchtung kombiniert sind. Das Verfahren ergibt jedoch nicht zu allen Zeiten günstige Resultate. Ich habe die Verhältnisse bei Actinosphaerien und Dilepten durch jahrelange Kulturen auf das Genaueste verfolgt. Es wechseln hier Zeiten, in denen man mit Leichtigkeit Konjugationen, resp. Enzystierungen erhält, mit solchen, in denen man vollkommene Misserfolge hat, in denen die Tiere anstatt sich zu enzystieren oder zu konjugieren allmählich verhungern. Auch innerhalb einer und derselben Hungerkultur verhalten sich nicht alle Individuen gleich; es kann ein größerer oder geringerer Prozentsatz verhungern, ohne die zur Befruchtung notwendigen Vorbereitungen zu treffen. Bei einer nahezu 2 Jahre lang dauernden Kultur eines und desselben Dileptusstammes war bei den ersten „Konjugationsepidemien" der Prozentsatz der konjugierenden Tiere sehr gering; er steigerte sich bei späteren „Epidemien" und erreichte nahezu 100% bei einer Hungerkultur, welche kurz vor ihrem Erlöschen von der Hauptkultur abgezweigt worden war. Um diese Zeit war die Konjugations-

tendenz so groß, dass selbst in der Futterkultur Paarungen auftraten. Ähnliches galt von den Enzystierungen der Actinosphaerien, nur dass hier dem Aussterben eine Periode vorausging, in welcher missglückende Enzystierungsversuche gemacht wurden, bis auch diese unterblieben.

Man hat versucht, diese Verhältnisse so zu deuten, dass mit der Dauer der Kultur eine Anreicherung des Kulturwassers mit Exkretstoffen stattfände und dass diese chemische Veränderung Ursache des wechselnden Verhaltens der Protozoen sei. Die Erklärung stößt aber auf Schwierigkeiten, da bei den von mir geführten Kulturen das Wasser täglich erneuert wurde. Auch würde sie damit in Widerspruch stehen, dass zumeist die in neues Wasser zur Hungerkultur übertragenen Tiere Träger der Befruchtungstendenz waren, nicht die in der Futterkultur zurückgebliebenen, bei denen eine so vollkommene Erneuerung des Zuchtwassers wie bei jenen nicht möglich war. Gänzlich unverständlich würde es sein, dass die vorübergehend auftretende Tendenz zu Befruchtungsprozessen trotz gleichbleibender Kulturbedingungen auf Wochen und Monate hinaus wieder völlig verschwinden kann, dass ferner in einer und derselben Hungerkultur, also unter ganz gleichen äußeren Bedingungen gewisse Individuen sich enzystieren resp. konjugieren, während andere den Hungertod sterben. Auch der Zeitpunkt, auf welchem die Tiere einer und derselben Hungerkultur zur Konjugation oder Enzystierung schreiten, ist beachtenswert; derselbe tritt für manche Tiere sofort ein, bei anderen erst nach einigen Tagen, bei dritten sogar erst nach Wochen — wenigstens gilt dies für Actinosphaerien —. Besonders das zuletzt hervorgehobene so mannigfaltig abgestufte verschiedenartige Verhalten der Individuen einer und derselben Hungerkultur nötigt nach meiner Ansicht zur Annahme, dass Besonderheiten in der Konstitution der Protozoen, welche im Lauf der Kultur auf- und absteigende Veränderungen erfahren, für den Eintritt der Befruchtungsvorgänge von unerlässlicher Bedeutung sind. Wir sind daher genötigt, Regulationsvorgänge im Organismus anzunehmen, welche allerdings von äußeren Bewirkungen beeinflußt werden. Ob den äußeren oder inneren Faktoren die größere Bedeutung beizumessen ist, wird immer nur von Fall zu Fall entschieden werden können. Wenn bei Einleitung einer Hungerkultur gewisse Actinosphaerien sich sehr bald enzystieren, wird man bei der Erklärung ihre Konstitution, wenn die Enzystierung erst nach Wochen eintritt, die äußeren Bedingungen in den Vordergrund zu stellen haben.

Was ich bisher vorgebracht habe, lässt zunächst nur erkennen, dass der Eintritt der Geschlechtsperiode von der Konkurrenz äußerer und innerer Faktoren abhängt, lässt dagegen die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen, die Frage, warum im einen

Fall Makrogameten, im anderen Fall Mikrogameten gebildet werden, unberührt. Auf dieselbe müssen wir nunmehr noch eingehen.

Die Tatsache, dass bei anisogamen Protozoen unter gleichen äußeren Bedingungen sowohl männliche wie weibliche Gameten entstehen, würde zunächst dafür sprechen, dass die sexuelle Differenzierung von äußeren Bedingungen unabhängig ist und nur durch innere Faktoren bedingt wird. Ich halte einen solchen Schluss nur dann für zulässig, wenn erwiesen wäre, dass bei allen durch äußere Bedingungen ausgelösten Befruchtungsvorgängen das gleiche Sexualitätsverhältnis resultieren würde. Hierüber liegen keine genügenden Erfahrungen vor. Soweit ich die Literatur kenne, kann hier überhaupt nur eine Arbeit herangezogen werden, die von Popoff im Münchener zoologischen Institut ausgeführte Untersuchung über die Konjugation von *Carchesium polypinum*. Dieselbe spricht dafür, dass das Sexualitätsverhältnis durch äußere Einflüsse modifiziert werden kann. Popoff teilte ein reiches *Carchesium*-Material in drei Abteilungen; einen Teil züchtete er bei 10°, einen anderen Teil bei 20°, einen dritten bei 25° C. In allen drei Partien wurden die Bedingungen von Hungerkulturen hergestellt. Es gelang auch überall Konjugationen herbeizuführen. Popoff kam dabei zum Resultat, dass in der Kälte sehr viel mehr Mikrogameten gebildet wurden, als in den beiden anderen Kulturen. Die Frage bedarf indessen weiterer Untersuchung, da, wie der Autor selbst zugibt, bei den Resultaten die Möglichkeit von Fehlerquellen nicht genügend ausgeschlossen war. Immerhin macht das Ergebnis es wahrscheinlich, dass in jeder *Carchesium*-Kolonie nicht ein bestimmtes Verhältnis von männlich und weiblich prädisponierten Tieren gegeben ist, welches zum Ausdruck gelangt, wenn die geeigneten Bedingungen dazu geschaffen werden, sondern dass dieses Verhältnis erst hergestellt wird, indem sexuell indifferente Tiere sich zu Makro- und Mikrogameten differenzieren. Das jedesmalige Resultat wird herbeigeführt durch die kombinierte Wirkung von Hunger, Temperatur und durch einen dritten Faktor, welcher durch die von Individuum zu Individuum variierende Disposition gegeben ist; es werden dabei nach meiner Ansicht manche Individuen durch Kälte veranlasst, sich zu Makrogameten umzubilden, welche bei Wärme Mikrogameten geliefert haben würden.

Der hier vertretene Standpunkt ist unvereinbar mit der Anschauung, welche Schaudinn auf der Breslauer Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft entwickelt hat. Dieselbe führt den Dualismus des Geschlechtes auf zwei verschiedene Kernsubstanzen zurück, eine weibliche und eine männliche Kernsubstanz. Das Überwiegen der einen oder der anderen sei für das Geschlecht maßgebend. Schaudinn bezog sich zum Beweis seiner Auffassung abgesehen von seinen eigenen vielumstrittenen Untersuchungen über

Trypanosomen auf eine im Münchener zoologischen Institut angefertigte Arbeit Prandtl's über die Konjugation von *Didinium nasutum*. Wie bei allen Infusorien (Fig. 6), ist bei *Didinium* die Befruchtung eine wechselseitige oder gekreuzte. Nach der Reifung (*I*) teilt sich der Geschlechtskern in einem jeden Konjuganten in zwei Kerne, einen oberflächlich gelegenen Wanderkern und einen in den inneren Schichten des Protoplasmas gelagerten stationären Kern (*II*). Die Wanderkerne werden ausgetauscht und verbinden sich mit den stationären Kernen des anderen Tieres, womit die Befruchtung vollzogen ist (*III*). Ich habe es vermieden, trotz der offenkundigen Analogie mit den Befruchtungsvorgängen der Metazoen die Bezeichnung „männlicher Kern" für den Wanderkern, „weiblicher Kern" für den stationären Kern

Fig. 6. Schema der Konjugation eines isogamen Infusors, 3 aufeinanderfolgende Stadien (Paramecium caudatum). *I* Nebenkern in 3 Richtungsspindeln (2—4) und eine Hauptspindel (1) geteilt. *II* Richtungsspindeln degenerieren, Hauptspindel hat sich in die „männliche" Spindel (*α* und a) und die „weibliche Spindel" (*β* und b) geteilt. *III* Austausch der „männlichen" Spindeln und Konjugation derselben mit den „weiblichen" Spindeln.

anzuwenden, weil ich aus der Gleichartigkeit des Aussehens auf eine Gleichartigkeit des Baues beider Kerne einen Rückschluss mache. Ursache zu ihrem verschiedenen Verhalten bei der Befruchtung ist nach meiner Ansicht nicht eine Verschiedenheit im Aufbau, sondern nur der Unterschied der Lagerung. Für *Didinium* konnte nun Prandtl nachweisen, dass der Wanderkern durch die Anwesenheit einer deutlichen Strahlung vom stationären Kern unterschieden ist. Schaudinn erblickte hierin den Hinweis auf eine sexuelle Verschiedenheit von stationärem Kern und Wanderkern, welche überall vorhanden sei, aber nur selten in so auffälliger Weise zum Ausdruck gelange. Ich halte dagegen an der Gleichartigkeit der beiden Kerne fest und führe das Auftreten der Strahlung um den Wanderkern darauf zurück, dass er oberflächlicher in der sogenannten Ektosarkschicht lagert. Mir scheinen die übereinstimmenden Untersuchungen über

die Konjugation der Peritrichen von Enriques und Popoff die Streitfrage zu meinen Gunsten zu entscheiden (Fig. 7). Bei den Peritrichen verschmelzen Makro- und Mikrogameten miteinander dauernd; anstatt der gekreuzten Befruchtung kommt eine einfache Befruchtung zustande. Gleichwohl teilt sich in beiden Gameten der gereifte Geschlechtskern in einen stationären und einen Wanderkern. Würde eine sexuelle Differenz der beiden Kerne vorhanden sein, so müsste der Wanderkern des Mikrogameten mit dem stationären Kern des Makrogameten verschmelzen; es müssten dagegen der Wanderkern des Makrogameten und der stationäre Kern des Mikrogameten rückgebildet werden. Das ist nicht der Fall; vielmehr verschmelzen die beiden Wanderkerne untereinander und die stationären Kerne gehen zugrunde. Wollte man trotz dieser auffälligen Tatsache an einer sexuellen Differenz der konjugierenden Kerne festhalten, so müsste man die völlig willkürliche Annahme machen, dass im Makrogameten der Peritrichen weiblicher und männlicher Kern ihre Rolle vertauscht hätten. Ich bin auf diese Verhältnisse ausführlicher eingegangen, weil ich es für nötig halte zu beweisen, dass die Lehre von der Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne nach wie vor zu Recht besteht. Denn damit fällt auch die Lehre vom hermaphroditen Kern. Es gibt nur Kerne indifferenter, männlicher und weiblicher Zellen. An dieser Auffassung wird auch nichts geändert durch die Entdeckung der Kerndifferenzen, welche durch das Verhalten der Chromosomen bedingt sind. Denn man muss wohl unterscheiden zwischen der von mir bekämpften Annahme, dass es männliche und weibliche Kerne gibt und der Annahme, dass verschiedenartige Kerne die Entwickelung männlicher und weiblicher Tiere bedingen.

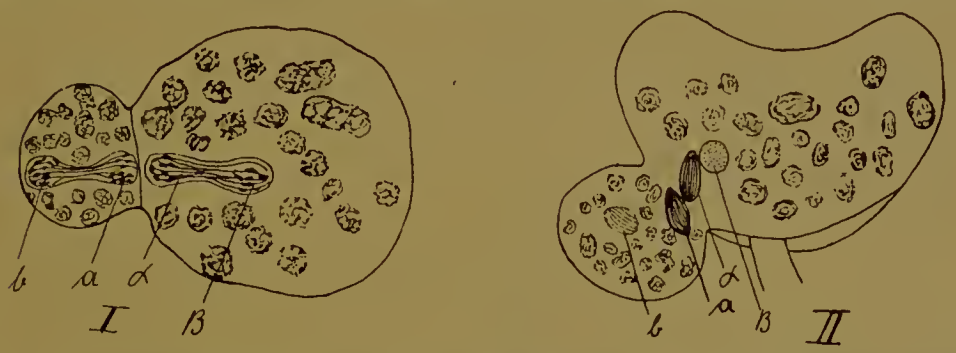

Fig. 7. Konjugation von *Carchesium polypinum* (nach Popoff), etwas schematisiert. *I* Zerfall des Hauptkerns und der Richtungsspindeln, Teilung der Hauptspindel in „männliche“ (α und a) und „weibliche“ Spindeln (β und b), *II* die „männlichen“ Spindeln vereinigen sich untereinander, die „weiblichen“ werden rückgebildet.

(Schluss folgt.)

Über Symbiose von Bakterien mit Pflanzen.

Von Hugo Miehe.

Das älteste und einzige allgemein bekannt gewordene Beispiel einer Vergesellschaftung von Bakterien und Pflanzen bieten die Leguminosen. Wie allgemein bekannt ist, dringen gewisse Bakterien (*Bacillus radicicola*), die sich im Erdboden erhalten, gewöhnlich durch die Wurzelhaare in das Rindengewebe der Leguminose ein, vermehren sich in den Zellen einer bestimmten Gewebsschicht sehr üppig, und indem dies Gewebe sich durch regere Zellteilung vergrößert, tritt das ganze Gebilde als sehr verschiedenartig gestaltetes knoten- oder geschwulstartiges Anhängsel an der Wurzel hervor. Ganz anderer Art sind die Symbiosen, über die ich im folgenden einen kurzen Bericht geben möchte. Das erste Beispiel wurde von A. Zimmermann[1]) bekannt gegeben; da jedoch seine Untersuchung in wichtigen Punkten unvollständig geblieben ist, sei es mir hier gestattet, an einen anderen Fall anzuknüpfen, der, was wenigstens die anatomisch-morphologische Seite anbetrifft, als befriedigend aufgeklärt bezeichnet werden kann[2]).

Ardisia crispa DC., eine im tropischen Ostasien beheimatete Myrsinacee von buschartigem Habitus, besitzt an den Rändern ihrer ledrigen lineallanzettlichen Blätter 30—50 knotige Verdickungen, die in regelmäßigen Abständen angeordnet, ein zierliches Perlenornament bilden. Diese Blattrandknoten sind erfüllt von dichten Bakterienmassen, wie schon eine flüchtige Untersuchung lehrte. Die genauere Prüfung ergab nun folgenden eigenartigen, mit der Pflanze eng verbundenen Lebenszyklus der Bakterien. Auf sämtlichen Sprossvegetationspunkten finden sich über dem Scheitel und dementsprechend zwischen den jüngsten Blattanlagen schleimige Zooglöen des symbiontischen Bakteriums. An den Rändern der jungen Blätter treten auffallend frühzeitig, d. h. lange vor ihrer anatomischen Ausdifferenzierung große Spaltöffnungen auf. In diese wachsen die (unbeweglichen) Bakterien hinein und gelangen in eine unter der Spalte befindliche mit Sekret unbekannter Art erfüllte Lakune. Alsbald — das Blättchen ist nur wenig älter und noch ganz in der Knospenlage — wird die Spalte durch Wachstumsvorgänge der benachbarten Zellen verschlossen, und die Lakune durch kräftige Gewebswucherung nach der Tiefe verlagert, wo sie rings von eigenartigen schlauchförmigen Zellen umgeben ist. Nunmehr beginnen auch die Bakterien sich üppig zu vermehren und

1) A. Zimmermann, Über Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiaceen. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 37, S. 1, 1902.

2) H. Miehe, Javanische Studien. V. Die Bakterienknoten an den Blatträndern der *Ardisia crispa* A. DC. Abhandl. d. k. S. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Kl. XXXII, IV 1911, p. 399—431.

In: Bd. XXXII. Nr. 2.

IV. Über willkürliche Geschlechtsbestimmung.

Mit der Besprechung der Experimente über den Generationszyklus der Aphiden, Daphniden und Rotatorien und der an Carchesien angestellten Wärme-Kälte-Versuche bin ich auf ein viel erörtertes Problem eingegangen, mit dem ich mich in den letzten 6 Jahren eingehend beschäftigt habe, das Problem der willkürlichen Geschlechtsbestimmung.

Die überraschenden Resultate der Chromosomenforschung und die unabhängig davon erfolgte Übertragung der Mendel'schen Regeln auf die Lehre von der Vererbung des Geschlechts haben in der Neuzeit eine Strömung unter den Biologen begünstigt, welche Untersuchungen über willkürliche Geschlechtsbestimmung abhold ist. Die Vererbung des Geschlechts wurde als ein Vorgang angesehen, welcher nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung erfolgt, im übrigen nicht abgeändert werden kann. Dieser Auffassungsweise leistete der Umstand weiteren Vorschub, dass die meisten Untersuchungen, deren Urheber bei der künstlichen Geschlechts-

bestimmung Erfolg gehabt zu haben glaubten, einer genaueren Prüfung nicht Stand hielten, dass ferner exakt ausgeführte Experimente wie die von O. Schultze zu negativen Resultaten führten. So finde ich es ganz begreiflich, dass auch meine Untersuchungen, welche eine Beeinflussbarkeit des Geschlechtes zu beweisen suchten, eine skeptische Aufnahme erfahren haben.

Sowohl die Mendel'istische Auffassung über die Geschlechtsvererbung, als auch die Ergebnisse der Chromosomenforschung führten zu dem Resultat, dass das Verhältnis der Geschlechter die Proportion 50 % : 50 % zeigen müsse. Damit schienen auch die statistischen Erhebungen über die Verteilung der Geschlechter in sehr vielen Fällen überein zu stimmen, zumal als man glaubte, geringfügige Abweichungen ignorieren zu können. Man drückt gewöhnlich das Sexualverhältnis in der Weise aus, dass man die Zahl der Weibchen gleich Hundert setzt und die Zahl der Männchen in Prozente der Zahl der Weibchen umrechnet. Beim Menschen, bei dem begreiflicherweise die genauesten Untersuchungen vorliegen, wird das Sexualverhältnis durch die Zahl 106,9 ausgedrückt, d. h. auf 100 Mädchengeburten entfallen 106,9 Knaben (nach anderen Berechnungen 105,3). In gleicher Weise hat man auch das Sexualverhältnis für andere Organismen berechnet und vielfach Zahlen gefunden, welche wenig oder gar nicht von 100 abweichen, z. B. für den Hering 101, für Singvögel nahezu 100, für Pferde 98,03, Ratten 105,0. In anderen Fällen ergaben sich dagegen erheblichere Differenzen, bald zugunsten bald zu ungunsten des männlichen Geschlechts. In erster Hinsicht sind zu nennen der Haushund 138 %, manche Fische: Kroppe *Cottus gobio* mit 188, der Angler *Lophius piscatorius* sogar mit 385, manche Spinnen (*Latrodectes mactans*) 819, in letzter Hinsicht manche Cephalopoden, *Loligo* mit 16,6, *Octopus* mit 33,3. Viele der Geschlechtszahlen sind mit Vorsicht aufzunehmen; sie beziehen sich nicht auf die Zahl der Geburten, resp. der aus Eiern ausschlüpfenden jungen Tiere, sondern auf gesammeltes Material. Bei dieser Bestimmungsweise können viele Fehler mit unterlaufen. Um nur einige zu nennen, so könnte das Sexualverhältnis zu niedrig ausfallen, wenn die Männchen eine geringere Lebensdauer hätten als die Weibchen oder eine Lebensweise besäßen, vermöge deren sie schwieriger gefangen würden etc. Auch kann das Vorkommen von Parthenogenesis vollkommen irrige Resultate veranlassen. Richtige Sexualitätszahlen wird man daher nur erhalten, wenn man aus zahlreichen Gelegen oder Geburten das zur Bestimmung nötige Material gewinnt. Leider ist ein derartiges exaktes Material relativ selten, so dass man sich vielfach mit den in der Natur durch Sammeln erwachsener Tiere festgestellten Zahlen begnügen muss. Viele dieser Zahlen weichen nun von der postulierten Normalzahl so sehr ab, dass man sich kaum der Ansicht verschließen kann, dass von der

Geburt an schon ein von der Norm abweichendes Sexualitätsverhältnis vorgelegen haben muss. Ich verweise auf die oben schon gemachten Angaben über Cephalopoden, ferner auf die Seltenheit der Männchen bei manchen Nematoden.

Man kann nun die allzu geringe oder allzu hohe Zahl der Männchen aus einer gesteigerten oder verminderten Sterblichkeit des reziproken Geschlechts erklären, vielleicht auch daraus, dass schon die Weibchen oder Männchen erzeugenden Spermatozoen ein verschiedenes Maß von Lebenskraft entwickeln. Da es festgestellt ist, dass bei gewissen Nematoden, Aphiden und Hymenopteren alle Männchen erzeugenden Spermatozoen zugrunde gehen, so könnte man vermuten, dass bei anderen Tieren die gleiche Erscheinung wenn auch nicht in gleich extremem Maße vorhanden ist und Ursache für ein Minus an Männchen ist, dass andererseits ein Plus von Männchen durch größere Sterblichkeit der weiblichen Spermatozoen bedingt wird.

Ich glaube aber, dass die zuletzt gemachte Annahme, auf welche in der Neuzeit manche Forscher mit Vorliebe zurückgreifen, ganz unzureichend ist, um viele Abweichungen von der Sexualitätsnorm zu erklären. Ich will diesen Satz erläutern, indem ich das von den verschiedensten Gesichtspunkten aus beurteilte Sexualitätsverhältnis des Menschen etwas ausführlicher erörtere.

Beim Menschen sind durch Guyer, wie wir gesehen haben, zweierlei durch verschiedene Zahl der Chromosomen unterschiedene Spermatozoen nachgewiesen worden, so dass wir zunächst Ursache haben, die Geschlechtsbestimmung als eine Funktion des männlichen Geschlechts zu betrachten. Wir müssten daher, um das Sexualitätsverhältnis 106 zu erklären, annehmen, entweder dass während des intrauterinen Lebens mehr weibliche Früchte zugrunde gehen, oder dass im Samen mehr männliche Spermatozoen vorhanden sind. Der ersteren Annahme widerspricht die Erfahrung, dass die Überzahl von Knaben unter den Totgeburten eine noch größere ist und im Mittel 135 beträgt. Im Jahr 1904 stieg die betreffende Ziffer für die weiße Bevölkerung Cubas sogar auf 156. Eine noch höhere Zahl erhält man, wenn man das Geschlecht der Fehlgeburten berücksichtigt. Leider ist das Material, welches den betreffenden statistischen Erbebungen zugrunde liegt, kein sehr großes.

Da somit die größere Sterblichkeit weiblicher Früchte nicht in Frage kommt, müsste man auf das Zahlenverhältnis der zweierlei die Befruchtung bewirkenden Spermatozoen zurückgreifen. Indessen auch hierbei stößt die Erklärung auf große Schwierigkeiten. Zunächst erinnere ich an die Tatsache, dass bei Erstgebärenden die Zahl der Knaben eine erheblich höhere ist, als es dem Mittel entsprechen würde. Es ist aber kaum zu verstehen, dass das verschiedene Verhalten des weiblichen Teils auf die Beschaffenheit des Samens einen Einfluss ausüben sollte.

Es gibt nun noch eine Reihe weiterer statistischer Tatsachen, welche bei der Erörterung des Sexualitätsproblems Berücksichtigung verlangen. Die Zahl 106 gilt für europäische Verhältnisse; sie wird auch hier nicht in allen Gesellschaftsklassen und in allen Zeiten eingehalten. Bei unehelichen Geburten ist der Knabenüberschuss ein geringerer; er beträgt hier nur 104; er ist auch ein geringerer in den ärmeren Klassen, ein höherer in den bestsituierten Kreisen. Punnett fand für letztere in London das Sexualitätsverhältnis 107,6, für arme dagegen 101. Zum Teil hängt dieser Unterschied mit dem größeren Kinderreichtum niederer Volksschichten zusammen. Denn es hat sich herausgestellt, dass mit zunehmender Häufigkeit der Geburten das für die Knaben günstige Prozentverhältnis abnimmt. Am schönsten wird das durch das Studium der Art, in welcher sich die Geburten über das Jahr verteilen, erläutert. Es gibt Monate, in denen die Zahl der Geburten ihr Maximum, andere in denen sie ihr Minimum erreicht. Umgekehrt proportional ist das Sexualverhältnis; der Maximalzahl der Geburten entspricht eine niedere Sexualziffer und umgekehrt. Ich gebe zur Erläuterung die Zahlen, welche Heape für Cuba veröffentlicht hat; derselbe entnahm dem Census für die Jahre 1904—1906 die Monate größter Fruchtbarkeit und stellte für dieselben unter getrennter Berücksichtigung der weißen und farbigen Bevölkerung die Sexualitätsziffer fest; sie beträgt für die Weißen 104,29, für die Farbigen 99,3, während in den Monaten geringster Fruchtbarkeit die betreffenden Zahlen 108,2 und 108,3 sind[5]). Beachtenswert ist, dass die farbige Bevölkerung auf die Unterschiede der Jahreszeit auffallend stärker (Unterschied 9%) reagiert, als die weiße (Unterschied 4%).

Das unterschiedliche sexuelle Verhalten der weißen und farbigen Bevölkerung kommt auch sonst zum Ausdruck. Für die weiße Bevölkerung Cubas ergibt sich ein Sexualverhältnis von 107,14, für die farbige 100,07; scheidet man eheliche und uneheliche Geburten, so lauten die Zahlen 107,78 (eheliche), 104,4 (uneheliche) für die Weißen, 106,76 und 96,76 für die Farbigen. Die auffallende Erscheinung, dass bei den Farbigen der Überschuss an Knaben verschwindend klein ist, gewinnt dadurch an Interesse, dass auch sonst Angaben vorliegen, dass der Unterschied in der Zahl der Knaben- und Mädchengeburten bei den Negern ein sehr geringer ist. Für die Neger Nordamerikas soll die Sexualitätsziffer sogar 98,53 betragen.

---

5) Zu einem ähnlichen, wenn auch weniger prägnanten Resultat gelangte Düsing, als er die Geburts- und Sexualitätsziffern für Preußen während des Zeitraums von 1872—1881 (inkl.) zusammenstellte. Die niedrigsten Geburtsziffern entsprachen dem Juni (812,500) und Juli (851,608) (Konzeptionsmonate September, Oktober). Die entsprechenden Sexualitätsziffern waren 106,77 und 106,75. Der höchsten Geburtsziffer (März 942,515) (Konzeption Juni) entsprach die niederste Sexualitätsziffer 105,92.

Aus dem reichen statistischen Material, welches rücksichtlich der Geschlechtsverhältnisse des Menschen ermittelt worden ist, habe ich nur einige wenige interessante Daten zusammengetragen, um zu zeigen, dass die Anschauungen, zu denen in der Neuzeit die Heterochromosomenlehre und der Mendelismus geführt haben, nicht ausreichen, um das Sexualitätsproblem vollkommen aufzuklären. Wir können ja das Verhältnis der Geschlechter 50 ♂ : 50 ♀ als die allgemeine Geschlechtsnorm betrachten; wir sind aber genötigt anzunehmen, dass diese Norm in vielen Fällen, vielleicht sogar in den meisten nicht genau eingehalten wird, sondern Modifikationen erfährt, welche einen durchaus gesetzmäßigen Charakter tragen. Wie wir gesehen haben, sind die Abweichungen von der Norm je nach den Menschenrassen verschieden; sie werden innerhalb derselben Menschenrasse von sozialen Verhältnissen beeinflusst und unterliegen konstanten zeitlichen Schwankungen. Sicherlich würde sich Gleiches herausstellen, wenn man in ähnlich genauer Weise andere Spezies auf ihr Sexualitätsverhältnis untersuchen wollte. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, experimentell die Bedingungen zu erforschen, welche auf die Sexualitätsnorm Einfluss besitzen.

Um nach dieser Richtung einen Beitrag zu liefern, stelle ich die Resultate zusammen, zu denen ich in den Jahren 1906—1910 auf Grund von Experimenten und Züchtungsversuchen gelangt bin. Über einige derselben habe ich schon selbst in drei Vorträgen berichtet, einige weitere wurden gelegentlich von den Herren Kuschakewitsch und Goldschmidt erwähnt. Als Untersuchungsobjekt benutzte ich anfangs, wie es auch von früheren Forschern (Pflüger, Born, Cuénot u. a.) geschehen war, *Rana temporaria*. Als diese Art sich wegen der Schwierigkeiten, welche einer genauen Geschlechtsbestimmung entgegenstehen, als ungeeignet erwies, wählte ich *R. esculenta*. Was ich im folgenden berichten werde, bezieht sich vornehmlich auf letztere Art.

Ich werde zunächst die Experimente besprechen, welche angestellt wurden, um den Einfluss zu bestimmen, welchen der Reifezustand der Geschlechtsprodukte, vor allem der Eier auf das Geschlecht ausübt. Hierzu muss ich einige Bemerkungen über den Verlauf der Reifeerscheinungen des Eies vorausschicken. Wir sind über dieselben gut orientiert, da in den zwei letzten Jahrzehnten die Eier der Amphibien zu den verschiedensten experimentellen Untersuchungen verwandt worden sind.

Wir wissen, dass das Keimbläschen des Eies noch im Ovar aufgelöst und durch die Richtungsspindel ersetzt wird. Dann werden die Eier durch Platzen der Follikel frei, gelangen in die Leibeshöhle, von da durch die Tube und den Eileiter in den Uterus, wo sie einige Zeit verweilen, ehe sie nach außen entleert und vom Männchen besamt werden. Beim Passieren des Eileiters wird der erste

Richtungskörper, unter dem Einfluss der Besamung der zweite Richtungskörper abgeschnürt. Für die Bildung der Richtungskörper ist jedoch das Eindringen des Spermatozoon nicht nötig. Denn auch ohne Zutritt von Samen reifen die Eier im Wasser heran, freilich sehr verzögert, so dass der zweite Richtungskörper erst etwa 6 Stunden nach der Entleerung der Eier erscheint.

Zu bemerken ist noch, dass der Follikelsprung unterbleibt, wenn das Weibchen vom Männchen nicht umklammert wird. Dann degenerieren die Eier im Ovar; dabei scheinen schädliche Stoffe gebildet zu werden. Denn in sehr vielen Fällen — ob in allen, lasse ich unentschieden — gehen Weibchen, welche an der Eiablage verhindert werden, unter Krämpfen zugrunde. Wie schon von anderer Seite vermutet wurde, so bin auch ich der Ansicht, dass der Follikelsprung durch Zirkulationsstörungen veranlasst wird und dass diese dadurch hervorgerufen werden, dass das Männchen bei der Umklammerung die Daumen in der Brustgegend des Weibchens tief eindrückt. Wahrscheinlich hat die Behinderung des Blutkreislaufs Störungen in der Ernährung der Eifollikel zur Folge.

Den besprochenen Verlauf der Eireife kann man abändern, indem man einerseits Frühreife, andererseits Überreife der Eier herbeiführt, d. h. indem man durch künstliche Bewirkung die Entleerung der Eier früher oder später als normal verursacht. Man muss dabei scharf zwischen ovarialer und uteriner Frühreife, resp. Überreife unterscheiden.

Unter ovarialer Frühreife verstehe ich die Erscheinung, dass die Eier nicht bis zum normalen Termin im Eierstock verbleiben, sondern dass verfrüht der Follikelsprung eintritt und die Eier in den Uterus überwandern. Man kann ovariale Frühreife herbeiführen, wenn man Weibchen aus einer Gegend, in welcher das Laichgeschäft spät eintritt, mit Männchen aus einer wärmeren Gegend paart. Man kann aber auch willkürlich Frühreife erzielen, wenn man die Zirkulationsstörungen, welche durch die Umklammerung des Männchens veranlasst werden, künstlich herbeiführt. Ich habe letzteres erzielt, indem ich einige Wochen vor dem Eintritt der Brunst die Weibchen von *Rana temporaria* mit einem breiten Gummiband umschnürte, auf dessen Innenseite, um den Druck der Daumen nachzuahmen, pelottenartige Verdickungen angebracht waren. In der Tat ist es mir in dieser Weise geglückt, den Übertritt der Eier in den Uterus verfrüht herbeizuführen. Leider ließ sich von den gewonnenen Eiern nur ein verschwindend kleiner Teil befruchten, was um so auffälliger war, als das Sperma der verwandten Männchen, trotzdem sie noch nicht brünstig waren, bei Wasserzusatz Beweglichkeit erkennen ließ. Von einer Befruchtung, welche in der geschilderten Weise angesetzt wurde, erhielt ich nur 3, von zwei anderen im ganzen 13 Larven; das

ist sehr wenig, wenn man bedenkt, dass jedes Weibchen über 1000 Eier produziert. Durch einen unglücklichen Zufall gingen außerdem die 13 Larven frühzeitig zugrunde, weil in meiner Abwesenheit der mit der Aufzucht betraute Diener mit Muschelfleisch zugleich auch glochidienhaltige Kiemen verfüttert hatte. Dies veranlasste eine zum Tode führende enorme Glochidieninfektion. Die drei zur Untersuchung gelangenden Larven waren Männchen. Etwas günstiger gestaltete sich das Verhältnis bei einem Versuch mit *Rana esculenta*, bei welcher die Eier infolge von Umklammerung des Männchens abgesetzt und in normaler Weise befruchtet worden waren. Der Umstand, dass die Begattung sehr früh im Jahre erfolgte, machte es wahrscheinlich, dass auch hier ovariale Frühreife vorgelegen hat; ferner sprach dafür der Umstand, dass aus den ungefähr 3000 Eiern nur 60 Larven ausschlüpften, von denen 40 zur Verwandlung gelangten. Sie erwiesen sich sämtlich als Männchen.

Die mitgeteilten Untersuchungen sind zu unvollständig, um die Frage zu entscheiden, ob Frühreife der Eier Ursache ist, dass nur Männchen erzeugt werden. Abgesehen davon, dass ein verschwindend geringes Beobachtungsmaterial ihnen zugrunde lag, sind sie noch aus einem weiteren Grunde anfechtbar. Wir werden sehen, dass abnorm langes Verweilen der Eier im Uterus ebenfalls Ursache ist, dass sich aus ihnen nur männliche Tiere entwickeln. Wendet man Ligaturen an, um Frühreife der Eier zu erzwingen, so ist es schwer, den Moment festzustellen, in welchem der Übertritt der Eier erfolgt ist. Man muss auf gut Glück die Weibchen abtöten und nachsehen, ob der Übertritt der Eier erfolgt ist. Wie lange die Eier schon im Uterus verweilt haben, entzieht sich der Kontrolle. Damit ist die Möglichkeit gegeben, dass uterine Überreife die Entwickelung des männlichen Geschlechts begünstigt hatte.

Noch ungünstiger als meine Experimente über Frühreife der Eier verliefen meine Versuche über ovariale Überreife. Um dieselbe zu erzielen, hielt ich vom Anbeginn des Laichgeschäfts einige Weibchen von den Männchen getrennt und suchte sie auf einem vorgeschrittenen Zeitpunkt mit brünstigen Männchen zu paaren. Dies ist bei *Rana esculenta* dadurch ermöglicht, dass dieselbe in Europa eine weite Verbreitung besitzt und sowohl in wärmeren wie kälteren Regionen vorkommt, was zu ganz erheblichen Unterschieden in der Laichzeit führt. In Italien tritt die Geschlechtsreife schon Ende April, Anfang Mai ein, während in nördlichen Gegenden und im Hochgebirge die Fortpflanzungsperiode um mehrere Wochen verzögert sein kann. Ergeben sich doch für den Eintritt der Laichzeit schon in der Umgebung von München für die einzelnen Lokalitäten ganz erhebliche Unterschiede. In einem normalen warmen Frühjahr können die Frösche aus tief gelegenen Mooren

— benutzt wurde ein Tümpel von Lochhausen — 14 Tage bis 4 Wochen früher laichen als in hochgelegenen Gegenden, wie z. B. Irschenhausen. Trotz dieser Gunst der Bedingungen, die übrigens auch zur Erzielung von Frühreife benutzt werden können, ist es mir bisher nicht geglückt, Eier, welche im Ovarium überreif geworden waren, auf ihre Entwickelungsfähigkeit zu prüfen. Bei den von mir gemachten Versuchen war offenbar die Überreife zu weit fortgeschritten. Die Männchen, welche ich zu den Weibchen hinzufügte, kopulierten zwar, ließen aber nach einiger Zeit los. Trotzdem ich immer wieder neue Männchen verwandte, gelang es mir nicht, die Eiablage zu erzwingen. Als ich die Weibchen tötete und aufschnitt, waren die Eier noch im Ovar enthalten.

Was nun die verschiedenen Zustände uteriner Reife anlangt, so habe ich über Frühreife keine methodischen Untersuchungen angestellt. Um so eingehender habe ich mich mit der Überreife beschäftigt.

Das Wesen derselben besteht, wie ich schon andeutete, darin, dass Eier, welche infolge gewöhnlicher Paarung in den Uterus gelangt waren, über die normale Zeit hinaus in demselben zurückgehalten werden. Als normale Zeit der Entleerung betrachte ich dabei den Zeitpunkt, in welchem das vom Männchen besprungene Weibchen anfängt, seine Eier abzusetzen. Ist eine nicht zu geringe Zahl (etwa 3—400) Eier entleert und der prall gefüllte Uterus etwas entlastet, so kann man durch Entfernen des Männchens das Laichgeschäft unterbrechen und beide Tiere an einem kühlen, nicht allzu feuchten Ort getrennt aufbewahren, ohne dass der Rest der Eier abgelegt wird. Indem man das Männchen in Zwischenräumen von 24 Stunden wieder mit dem Weibchen vereinigt und, nachdem die Kopula wieder hergestellt ist und eine zweite und dritte Portion von Eiern abgesetzt wurde, aufs neue trennt, kann man von einem und demselben Pärchen Befruchtungen von 24, 48, 72, 96 Stunden Überreife erzielen. Bei der letzten Befruchtung ist es zweckmäßig, künstliche Besamung vorzunehmen, da bei wiederholten Störungen des Laichgeschäfts das Männchen leicht versagt, so dass dann unbefruchtete Eier abgelegt werden[6]).

6) Ich wurde durch einen zufälligen Befund veranlasst, den Einfluss der uterinen Überreife auf das Geschlecht experimentell zu untersuchen. Bei meinen Untersuchungen stieß ich auf ein offenbar beim Fangen von seinem Männchen getrenntes und infolgedessen überreif gewordenes Weibchen, aus dessen Kloake die Eier hervorquollen. Ich benutzte es zur künstlichen Befruchtung und fand am Schluss des Sommers einen auffallenden Überschuss männlicher Tiere. Da ich ohnehin mein Augenmerk auf den Einfluss der Eireife gerichtet hatte, beschloss ich, die Verhältnisse genauer zu untersuchen und arbeitete die oben dargestellte Methode aus. Erst nachträglich bin ich durch Herrn Kuschakewitsch auf eine kurze Mitteilung Pflüger's aufmerksam gemacht worden, welche merkwürdigerweise nicht nur von mir, sondern auch von den übrigen mit dem Sexualitätsproblem beschäftigten

Die ersten experimentellen Untersuchungen über Überreife habe ich an *Rana temporaria* und *Rana esculenta* im Frühjahr 1905 angestellt, im Jahr 1906 habe ich sie dann an einem umfangreichen Material fortgesetzt. Nachdem ich mich so überzeugt hatte, dass überreife Eier, vorausgesetzt, dass ein genügender Grad der Überreife erreicht ist, nur Männchen liefern, veranlasste ich Herrn Kuschakewitsch, welcher damals im Münchener zoologischen Institut arbeitete, das Verfahren auszunutzen, um die Entwickelungsgeschichte des Hodens bei Batrachiern zu studieren, da durch Überreife von 4 Tagen ein Material erzielt werde, welches nur männliche Tiere liefere. Diese Untersuchungen fielen in das Jahr 1907. Im Jahr 1910 habe ich dann abermals eine „überreife" Kultur angesetzt, vornehmlich um das Verhalten der Richtungskörper bei überreifen Eiern zu prüfen. So besitze ich schon ein sehr umfangreiches Material, über welches ich im folgenden berichten werde, wobei ich mich auf die bei *Rana esculenta* erhaltenen Resultate beschränken werde.

Bei dem Versuch aus dem Jahr 1905 lagen nur zwei Befruchtungen zur Untersuchung vor, eine natürliche und eine künstliche; beide zeigten eine nicht unbedeutende Sterblichkeit, welche ich jetzt darauf zurückführen möchte, dass meine Kulturmethoden damals noch mangelhaft waren. Die natürliche Befruchtung fand am 1. Juni statt, die künstliche am 4. Juni, nachdem am Tag zuvor die Hauptmasse der Eier unbenutzt abgelegt worden war. Die erste Befruchtung ergab 47 ♀ : 32 ♂, die zweite 72 Stunden später erfolgte 96 ♂ und 1 Tier, dessen Gonade mir zweifelhaft erschien, bei genauerer Untersuchung auf Schnitten keine Eier zeigte, also jedenfalls kein Ovar war. Bei dem Versuch war das Männchen ausgekommen und in ein Zimmer geraten, in dem sich ein weiteres

---

Biologen übersehen worden ist und in welcher derselbe ebenfalls über Beobachtungen von Froschkulturen aus überreifen Eiern berichtet. Pflüger war zu seinen Untersuchungen durch die Angabe Thury's veranlasst worden, dass das Geschlecht von dem Grad der Reifung des Eies in dem Augenblick abhängt, wo es von der Befruchtung betroffen wird, dass Eier, welche zur Zeit der Befruchtung noch nicht einen gewissen Grad der Reifung erreicht haben, Weibchen ergeben, dass Eier dagegen, welche diesen Grad schon überschritten haben, sich zu Männchen entwickeln. Pflüger trennte Froschpärchen und hielt sie bis ca. 14 Tage lang getrennt. Er führte Befruchtungen teils auf dem Höhepunkt der Geschlechtsentwickelung, teils im überreifen Zustand aus Da ein Teil der Weibchen ablaichte, ein anderer starb und die aus dem Uterus entnommenen Eier sich sehr häufig tod erwiesen, blieb ihm nur eine kleine Reihe von Versuchen übrig. „Bei der einen Reihe von Versuchen entstanden ganz überwiegend Weibchen, bei der anderen ganz überwiegend Männchen." „Bei ruhiger Erwägung", schließt Pflüger, „muss ich aber sagen: die Zahl der Versuche ist zu klein und verlangt eine Wiederholung". Pflüger hat über seine Untersuchungen keine genaueren Angaben gemacht, ist auch selbst auf dieselben nicht wieder zurückgekommen, was es erklärlich macht, dass die Arbeit in unberechtigte Vergessenheit geraten ist.

Männchen fand. Es war daher keine völlige Sicherheit gegeben, dass bei der zweiten Befruchtung dasselbe Männchen benutzt worden war; doch lag dafür ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit vor. Die Sache ist übrigens gleichgültig aus Gründen, welche ich später erläutern werde[7]).

Im Jahr 1906 habe ich im ganzen 10 Befruchtungsserien zur Prüfung der Überreife angesetzt und dabei jedesmal in der oben geschilderten Weise verschiedene Grade der Überreife zur Untersuchung verwandt. Einige der Serien verunglückten vollkommen, weil das Eimaterial bei künstlicher und natürlicher Befruchtung sich als unbrauchbar erwies; in anderen Fällen laichte das Weibchen ab, ehe die letzte Befruchtung ausgeführt werden konnte; zwei Serien zeigten Besonderheiten in der Beschaffenheit der Sexualorgane, auf die ich noch zu sprechen komme; schließlich eine Serie, welche im folgenden als Nr. 4 bezeichnet ist, wurde unbrauchbar, weil die letzte Befruchtung, obwohl sie keine künstliche war, infolge des Versagens des Männchens vollkommen ausfiel. Drei Kulturen lieferten dagegen gute Resultate. Ich gebe im folgenden eine tabellarische Übersicht, in welcher die horizontalen Kolumnen den einzelnen Serien entsprechen, die vertikalen den verschiedenen Befruchtungen, die dazwischen interpolierten Zahlen geben die Stunden

---

7) Ich muss hier irrige Angaben korrigieren, welche Morgan über die von mir angestellten Überreifeexperimente schon früher gemacht und neuerdings auch rücksichtlich der von Kusehakewitsch angestellten Versuche wiederholt hat. Morgan gibt an, dass wir beide bei der letzten Befruchtung ein, vielleicht auch mehrere andere Männchen benutzt hätten. Er fügt hinzu, dass das „zu der ersten Befruchtung benutzte Männchen vermutlich seine befruchtende Kraft verloren habe." Er hebt den Umstand, dass ein anderes Männchen bei der letzten Befruchtung benutzt worden sei, ausdrücklich hervor, um die Beweiskraft der Experimente zu bemängeln. Mir ist es ganz unverständlich, wie Morgan zu diesen völlig irrtümlichen Angaben hat kommen können. Für meinen ersten Versuch mit *R. esculenta* hatte ich schon früher angegeben, dass ich nicht sicher gewesen sei, ob das für die letzte Befruchtung benutzte Männchen mit dem Männchen der ersten Befruchtung identisch gewesen sei; ich hatte somit die Notwendigkeit, bei den Versuchen das gleiche Männchen zu benutzen, ausdrücklich hervorgehoben. Für die späteren Versuche hatte ich dann gesagt, dass es geglückt sei, „von einem Froschpärchen nicht nur 2, sondern 3 und 4 Befruchtungen in Intervallen von 24 Stunden zu erzielen". In einem in Rostock gehaltenen Vortrag hatte ich ferner wiederholt, dass Männchen und Weibchen getrennt, im Trockenen und Kühlen aufbewahrt und nach 24 Stunden abermals zur Paarung gebracht worden seien. In „dieser Weise seien 3, in einigen Fällen sogar 4 Befruchtungen von denselben Weibchen erzielt worden." Zum Schluss des Rostocker Vortrags habe ich noch ausdrücklich hervorgehoben, dass bei den Überreifekulturen „bei den Befruchtungen stets dasselbe Männchen benutzt worden sei"; es läge somit die Möglichkeit vor, „dass auch der Überreife der Spermatozoen ein Anteil an der veränderten Sexualität zuzusprechen wäre". Ich leitete daraus die Notwendigkeit ab, Versuche anzustellen, ob Überreife des Spermas Einfluss auf die Sexualität besäße, Versuche, welche inzwischen von mir angestellt worden sind. Übrigens lässt auch die Darstellung Kuschakewitsch's keinen Zweifel zu, dass bei unseren Versuchen immer dasselbe Männchen benutzt wurde.

an, welche zwischen einer Befruchtung und der nächsten verflossen waren.

	I		II		III		IV
		6		18		30	
1.	34 ♀ : 47 ♂		65 ♀ : 77 ♂		156 ♀ : 194 ♂		7 ♀ : 48 ♂
	141 %		119 %		124 %		685 %
		36		18			
2.	64 ♀ : 61 ♂		101 ♀ : 139 ♂		115 ♀ : 169 ♂		
	95 %		137 %		147 %		
		18		24		22	
3.	55 ♀ : 52 ♂		148 ♀ : 87 ♂		71 ♀ : 70 ♂		17 ♀ : 129 ♂
	100 %		59 %		100 %		759 %
		20		28		20	
4.	92 ♀ : 92 ♂		—		68 ♀ : 68 ♂		
	100 %				100 %		

In den ersten drei Befruchtungsserien der Tabelle variiert das Sexualverhältnis von Befruchtung zu Befruchtung und zwar mit der Besonderheit, dass die späteren Befruchtungen einen Überschuss an Männchen erzielten. Ganz besonders groß ist dieser Überschuss von Männchen bei der vierten Befruchtung der ersten und dritten Serie; die dritte Serie, bei welcher der Prozentsatz an Männchen am auffälligsten ist, war zugleich die Kultur, bei welcher zwischen erster und vierter Befruchtung die längste Zeit (64 Stunden) verlaufen war. Immerhin war auch bei ihr das weibliche Geschlecht bei der letzten Befruchtung noch nicht ganz ausgeschaltet, wie bei dem Experiment des vorangegangenen Jahres, was sich daraus erklärt, dass nicht das gleiche Maß von Überreife wie bei dieser erzielt worden war. Auffallend ist, dass in den Kulturen 1 und 3 das Geschlechtsverhältnis von der ersten zur zweiten Befruchtung sich zugunsten des weiblichen Geschlechts verschoben hatte, so dass erst die dritte Befruchtung durch eine abermalige Verschiebung nach der männlichen Seite den Zustand erreichte, der schon bei der ersten Befruchtung gegeben war. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass in beiden Kulturen zugleich ein geringer Grad von Frühreife im Moment der ersten Befruchtung gegeben war, welcher nach den schon früher geäußerten Vermutungen durch ein dem männlichen Geschlecht günstigeres Sexualverhältnis ausgezeichnet ist. Würde man von beiden Serien Kurven anfertigen, in denen das Prozentverhältnis der Männchen dargestellt würde, so würde beidesmal die Kurve von der ersten zur zweiten Befruchtung abfallen, zur dritten wieder ansteigen, um mit der vierten ihr Maximum zu erreichen. Zugleich würde sich ergeben, dass die männliche Tendenz bei der ersten Befruchtung in ihrer Gesamtheit eine

stärkere ist als bei der zweiten. Es würde von großem Interesse sein, eine größere Zahl derartiger Sexualitätskurven durch Beobachtungen zu konstruieren.

Man könnte mir nun einwerfen — und in der Tat ist dieser Einwand auch wiederholt gemacht worden — dass das verschiedene Resultat der einzelnen Befruchtungen durch Sterblichkeit verursacht sei, indem bald mehr die Weibchen, bald mehr die Männchen abgestorben seien. Leider ist es mir nicht geglückt, alle Tiere einer Befruchtung soweit zu züchten, dass ihr Geschlecht bestimmt werden konnte; es waren nur ca. 50%, immerhin im Vergleich zu den Resultaten früherer Forscher ein glänzendes Verhältnis. Da aber dieser Sterblichkeitsquotient in allen Kulturen der gleiche war, muss man annehmen, dass er durch die allgemeinen Kulturbedingungen gegeben war. Es ist aber in hohem Maß unwahrscheinlich, dass dabei Männchen und Weibchen verschieden betroffen sein sollten und zwar in einer das einemal dem weiblichen, das anderemal dem männlichen Geschlecht ungünstigen Weise. Selektion ist daher wohl ausgeschlossen. Dass aber die Zahlen Ausdruck zufälligen Geschehens seien, wird wohl niemand behaupten wollen angesichts der Tatsache, dass die Abweichungen vom Mittel besonders bei den Spätbefruchtungen ganz enorme sind und weit außerhalb der Fehlergrenzen liegen, dass ferner bei allen Kulturen immer wieder dieselbe Verschiebung des Sexualverhältnisses eingetreten ist. Gegen die Annahme selektiver Vorgänge möchte ich noch geltend machen, dass das zur Aufstellung der Tabelle benutzte Material zum Teil aus Tieren bestand, welche nach beendeter Metamorphose abgetötet waren, zum Teil aus jüngeren und älteren Larven, welche zu einer Zeit abgestorben waren, in welcher die Bestimmung des Geschlechts schon möglich war. Das für die Geschlechtsbestimmung konservierte Material bestand somit aus kleineren Gruppen, die aus verschiedenen Zeiten stammten. Hätte eine Auslese der Geschlechter beim Absterben stattgefunden, dann hätte das schwächlichere Geschlecht in den früheren Stadien stärker, unter den jüngsten Larven fast ausschließlich vertreten sein müssen. Da ich die zu verschiedenen Zeiten konservierten Tiere getrennt aufbewahrt hatte, ließ sich feststellen, dass das Verhältnis von Männchen und Weibchen in den verschiedenen Gruppen im großen und ganzen das gleiche war, was die Annahme eines selektiven Absterbens der Tiere ausschließt.

In meiner Tabelle steht noch eine vierte Kultur verzeichnet, bei welcher die zweite und vierte Befruchtung verunglückt waren. Die erste und dritte ergaben ein vollkommen gleiches Sexualitätsverhältnis. Ich führe die Kultur hier nur an, um zu zeigen, wie vorsichtig man sein muss, wenn man Kulturen von verschiedener Reife untereinander auf ihre Sexualität vergleichen will, dass man,

um sichere Resultate zu erzielen, eine größere Anzahl von Befruchtungen auf verschiedenen Reifestadien vornehmen und somit eine Sexualitätskurve erzielen muss. Nach den Ergebnissen der ersten und dritten Befruchtungsserie erkläre ich das merkwürdige Resultat der vierten Serie dadurch, dass zufällig korrespondierende Punkte des ab- und aufsteigenden Schenkels einer Sexualitätskurve bei den zwei Befruchtungen getroffen worden waren.

Die vorstehenden Resultate sind von mir schon vor 4 Jahren veröffentlicht worden. Das wichtigste derselben, dass mit zunehmender Überreife das Sexualitätsverhältnis anwächst und schließlich nur noch Männchen erzeugt werden, hat inzwischen durch zwei weitere Experimente, von denen das eine von Herrn Kuschakewitsch, das andere von mir angestellt wurde, eine vollkommene Bestätigung erfahren. Da es Herrn Kuschakewitsch zur Lösung seiner Aufgabe (Entwickelungsgeschichte des Hodens) nicht darauf ankam, dass alle Individuen seiner Überreifekultur sich entwickelten, sondern es ihm nur darum zu tun sein musste, dass alle sich entwickelnden Tiere Männchen seien, riet ich ihm, nur zwei Befruchtungen vorzunehmen und zwischen erster und letzter Befruchtung ein noch größeres Intervall zu nehmen, als es bei mir der Fall gewesen war. Er wählte daher einen Zwischenraum von 89 Stunden, also 17 Stunden mehr als bei meinem ersten Versuch, dessen letzte Befruchtung ja auch nur Männchen ergeben hatte. Sein Resultat war ein glänzendes. Bei der normalen und der überreifen Befruchtung schlüpften fast sämtliche Eier aus, bei der normalen 205, bei der überreifen 434. Die Sterblichkeit der Larven war eine verschwindend geringe, 12, resp. 17 Individuen. Von beiden Kulturen wurde reichliches Material in Zwischenräumen behufs mikroskopischer Untersuchung konserviert. Dabei verblieb ein Rest von 111 Tieren bei der Normalkultur, von 300 Tieren bei der Überreifekultur, welche zur Geschlechtsbestimmung benutzt werden konnten. Die Normalkultur bestand aus 58 ♂ und 53 ♀, die Überreifekultur aus 299 ♂ und einem lateralen Hermaphroditen, welcher rechts männlich, links weiblich war. Die konservierten Tiere der Überreifekultur lieferten eine fortlaufende Reihe der Hodenentwickelung.

Nahezu ebenso günstig verlief die Überreifekultur, welche ich im Jahre 1910 noch einmal ansetzte, um mich über den Zeitpunkt der Richtungskörperbildung zu vergewissern. Ich habe oben erwähnt, dass der zweite Richtungskörper normalerweise nach der Befruchtung gebildet wird, dass er aber auch ohne dieselbe entstehen kann, dann aber um 6 Stunden verspätet. Es galt nun zu entscheiden, ob der Richtungskörper bei sehr verzögerter Eiablage schon im Uterus abgeschnürt wird oder ob der Prozess die Entleerung der Eier in das Wasser voraussetzt. Zur Untersuchung diente ein Pärchen, welches aus dem Lochhausener Moor stammte und in der

Nacht vom 18. zum 19. Mai kopuliert hatte. Am 19. Mai früh 10 Uhr wurde eine erste Partie von Eiern abgesetzt; die getrennten Tiere wurden am 20. Mai wieder zusammengebracht und so abermals eine kleine Portion Eier (24 Stunden später) gewonnen. Das Pärchen wurde dann aufs neue getrennt und erst am 23. Mai früh zum Zweck der künstlichen Befruchtung abgetötet. Die künstliche Befruchtung wurde in der Zeit von 9—12 Uhr vorgenommen; zugleich wurden die Eier auf die Bildung der Richtungskörper untersucht. Da eine Überreife der Eier von 96 Stunden vorlag (7 Stunden mehr als bei der von Kuschakewitsch angesetzten Kultur), befürchtete ich bei der bisher von mir gehandhabten Art der künstlichen Befruchtung Polyspermie und wandte zunächst ein neues Verfahren an, indem ich die Eier auf Fließblätter und gegitterte Zelluoidinplatten befestigte und die so gewonnenen Präparate in sehr verdünnte Spermalösung brachte. Ich wollte damit dem Vorgang, wie er sich in der Natur abspielt — *R. esculenta* wird im Wasser begattet — möglichst nahe kommen. Da ich das Material zwischendurch auf die Richtungskörperbildung hin prüfte und daher genauer untersuchte, wurde ich aufmerksam, dass nur ein ganz geringer Prozentsatz der Eier anging und die für befruchtete Eier charakteristische Orientierung des dunklen Pols nach aufwärts erfuhr, dass somit ein ungewöhnlich hoher Prozentsatz der Eier unbefruchtet geblieben war. Ich benutzte daher für die noch nicht besamte zweite Hälfte der Eier mein früher erprobtes Verfahren: gut gereinigte Objektträger wurden auf das durch Aufschneiden des Uterus freigelegte Eimaterial leicht aufgedrückt, so dass kleine Gruppen von 3—10 Eiern an dem Objektträger hafteten. Wenn in dieser Weise etwa 50—60 Eier dem Uterus entnommen waren, wurde aus einer konzentrierten Spermalösung mit einer Pipette Samen auf die Eier gespritzt, in der Weise, dass die Spitze der Pipette die einzelnen Eihaufen durchschnitt, so dass jedes Ei mit dem Sperma in Berührung gebracht wurde. Möglichst rasch nach der Besamung wurden die mit Eiern besetzten Objektträger in größere mit Wasser gefüllte flache Schalen gebracht, um durch genügende Wasserzufuhr ein gutes Aufquellen der Eihüllen herbeizuführen und so jede Zwangslage zu vermeiden. Da nunmehr fast alle Eier angingen, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Misserfolg bei der ersten Partie des Materials ausschließlich der Anwendung der neuen, von mir nicht ausprobierten Befruchtungsmethode zugeschrieben werden muss. Denn im übrigen war das verwandte Material gleich. Bei beiden Methoden der Befruchtung wurden aus dem oberen und unteren Ende des Uterus und zwar sowohl der linken als auch der rechten Seite Eier entnommen. Ich bemerke noch, dass das unbefruchtet gebliebene Material vorzügliche Objekte lieferte, um die Bildung des zweiten Richtungskörpers zu

verfolgen. Dieselbe konnte im Lauf des Nachmittags an zahlreichen günstig gelagerten Eiern untersucht werden; es stellte sich heraus, dass kein Unterschied im Vergleich zu normalen Eiern gegeben war; der zweite Richtungskörper wird nicht im Uterus gebildet, selbst nicht bei einem Verweilen von über hundert Stunden; er wird erst gebildet, wenn die Eier ins Wasser gelangen und zwar, wie schon früher wiederholt festgestellt worden ist, bei unbefruchteten Eiern stark verspätet, 6—7 Stunden nach der Entleerung.

Ich wende mich nun zu den Resultaten der drei Kulturen, soweit sie für das Sexualitätsproblem von Wichtigkeit sind; zu dem Zweck gebe ich für die drei Kulturen (I., II., III.) 1. die Gesamtzahl der von Anfang in ihnen vorhandenen Eier, 2. die unbefruchtet gebliebenen, 3. die frühzeitig abgestorbenen Schwächlinge, 4. die zur Aufzucht benutzten kräftigen Tiere, 5. die auf ihr Geschlecht untersuchten Tiere, 6. die Verteilung derselben auf die beiden Geschlechter.

	I	II	III
1.	397	108	773
2.	20	40	380
3.			54
4.	377	68	339
5.	349	50	271
6.	185 ♀ : 164 ♂	20 ♀ : 30 ♂	271 ♂

Das Resultat ist abermals eine Bestätigung des schon früher gewonnenen Ergebnisses. Bei der ersten Befruchtung herrscht im vorliegenden Fall ein schwaches Überwiegen des weiblichen Geschlechts, in der zweiten ein etwas auffälligeres Überwiegen des männlichen Geschlechts. Die in beiden Kulturen vorhandenen Unterschiede sind jedoch noch so wenig ausgesprochen, dass sie innerhalb der durch Zufall gegebenen Fehlerquellen liegen könnten. Bei der dritten Befruchtung sind alle Tiere Männchen; ihre Zahl eine so gewaltige, dass auch die in Verlust gegangenen Tiere an dem Resultat nichts ändern könnten. Trotz der vielen Widersprüche, welche meine Angaben erfahren haben, halte ich es für sicher erwiesen, dass Überreife der Eier, sofern sie einen größeren Grad erreicht hat, zu einer ausschließlich männlichen Nachkommenschaft führt.

Ehe ich in der Darstellung meiner Froschversuche fortfahre, möchte ich einige Worte darüber einschalten, inwieweit die Überreifeexperimente Licht auf die Sexualitätsverhältnisse anderer Organismen werfen. Zunächst berühre ich die sich auf den Menschen beziehende Sexualitätsstatistik. Diese weist eine größere Zahl von Knabengeburten auf, als sie die Gesetzmäßigkeit des Zufalls mit sich bringen würde. Die relativ geringfügige Abweichung würde

nach meinen Resultaten daraus zu erklären sein, dass die sozialen Verhältnisse des Menschen es begünstigen, dass öfters überreife Eier befruchtet werden. Nehmen wir an, worüber ja immer noch gestritten wird, dass die Ovulation in die Zeit der Menstruation fällt, so wird ein das Sexualitätsmittel abändernder Einfluss um so mehr sich bemerkbar machen, je geringer die Zahl der Begattungen ist, welche in die unmittelbar auf die Ovulation folgende Zeit fallen, oder anders ausgedrückt, je mehr die Begattungen in der zwischen zwei Ovulationen in der Mitte liegenden Periode vorgenommen werden. Damit stehen die oben mitgeteilten statistischen Zahlen in bester Übereinstimmung: dass in den durch Kinderreichtum ausgezeichneten unteren Ständen der Knabenüberschuss eine Abminderung erfährt, dass das Gleiche der Fall ist bei unehelichen Geburten, ferner bei den durch starke Sinnlichkeit ausgezeichneten Negern, dass der Knabenüberschuss endlich umgekehrt proportional ist der Häufigkeit der auf einen bestimmten Zeitabschnitt entfallenden Geburten; denn aus der Zunahme der Zahl der fruchtbaren Begattungen kann man wohl schließen, dass relativ viele derselben in der Zeit kurz vor oder nach der Ovulationsperiode ausgeführt wurden. — Eine auffallend hohe Sexualitätsziffer (138) zeigen die Hunde. Ich möchte das in Zusammenhang bringen mit dem Wunsch der Hundezüchter, möglichst viel Rüden zu züchten und mit der in Kreisen der Hundezüchter herrschenden, nach meiner Ansicht durchaus richtigen Meinung, dass Hündinnen mehr männliche Nachkommenschaft erzeugen, wenn sie relativ spät gedeckt werden. — Die Erfahrungen der Pferdezüchter haben ergeben, dass, wenn in einem Gestüt viele Stuten auf einen Hengst entfallen oder ein alter Hengst benutzt wird, die Zahl der männlichen Fohlen zunimmt. In beiden Fällen ist es zu erwarten, dass ein Teil der Stuten relativ spät begattet wird. — Endlich sei noch der Erfahrung der Fischzüchter gedacht, dass die Einführung der künstlichen Befruchtung zu einem Anwachsen der Sexualitätsziffer geführt hat. Mein Kollege Hofer erklärt dieses Ergebnis auf Grund meiner Resultate aus der Praxis der Fischzüchter, welche erst eine Zahl laichreifer Weibchen zusammenkommen lassen, ehe sie die künstliche Befruchtung ausführen. Es ist klar, dass bei einem solchen Verfahren einige Fische überreif werden müssen.

Nun könnte man den Einwand erheben, dass in den 3—4 Tagen, welche von der ersten bis zur letzten Befruchtung verflossen sind, nicht nur die Eier, sondern auch das Sperma gealtert ist, dass somit auch letzteres Ursache des so stark veränderten Sexualitätsverhältnisses gewesen sein könnte. Der Umstand, dass das Spermatozoon fast nur aus Kernsubstanz besteht, vitale durch Austausch zwischen Kern und Protoplasma bedingte Veränderungen daher sehr unwahrscheinlich sind, der weitere Umstand, dass im Hoden von

Rana esculenta immer neue Spermatozoen heranreifen und dass die vorhandenen immer erst in Tätigkeit treten, wenn sie ins Wasser geraten, alles dieses machte es mir höchst unwahrscheinlich, dass die kurze Zeitdauer von 3—4 Tagen so intensive Veränderungen des Samens herbeigeführt haben könnte. Auch ist es bekannt, dass bei vielen Tieren die Spermatozoen Monate, ja selbst Jahre im Uterus (Fledermäuse) oder dem Receptaculum seminis (viele Insekten) verweilen, ohne dass dadurch die Bildung von Weibchen unmöglich gemacht würde. Gleichwohl hielt ich es für zweckmäßig, die Frage experimentell genauer zu prüfen. Die Möglichkeit dazu war durch den oben schon besprochenen Umstand gegeben, dass die Laichzeit von *Rana esculenta* an den einzelnen Orten zu verschiedenen Zeiten eintritt, so dass es möglich war, zu gleicher Zeit Männchen zu erhalten, welche auf der Höhe der Brunst standen, andere, welche dieselbe noch nicht erreicht, dritte, welche sie schon seit längerem passiert hatten. Auf diesem Wege musste es möglich sein, größere Reifungsunterschiede der Spermatozoen zu erhalten, als es bei meinen Überreifeexperimenten der Fall war. Als überreife Männchen benutzte ich Florentiner Frösche, welche mir mein früherer Schüler Herr Dr. Schmitt-Marcell aus Florenz besorgt hatte. Die Tiere wurden am Nachmittag gefangen, aus der Umklammerung getrennt und abends mit dem Nord-Südexpress expediert, so dass sie am folgenden Morgen in meinem Besitz waren. Ich benutze die Gelegenheit, Herrn Schmitt-Marcell für seine aufopfernden Dienste meinen besten Dank zu sagen. Als unreife Männchen dienten mir zumeist Männchen aus Dorfen, einem kleinen Ort auf der Linie München—Mühldorf, wo nach meinen Erfahrungen das Laichgeschäft besonders spät eintritt. Als normalreife Tiere wurden Männchen verwandt, welche in Begattung angetroffen wurden. Das Verfahren war folgendes. Weibchen, welche eben anfingen abzulaichen, wurden getötet und ihr Eimaterial mit dem Samen von 3—5 verschiedenen, nach den soeben erläuterten Gesichtspunkten ausgewählten Männchen künstlich befruchtet. Dabei wurde der Möglichkeit, welcher ich selbst freilich gar keine Bedeutung beimesse, Rechnung getragen, dass das Eimaterial des rechten und linken Uterus geschlechtliche Differenzen besitzen[8]) oder dass in einem jeden Uterus Unterschiede

8) Es ist wiederholt die phantastische, durch Nichts begründete Auffassung vertreten worden, dass linke und rechte Ovarien sich geschlechtlich verschieden verhalten, indem aus dem einen nur weibliche, aus dem anderen nur männliche Individuen hervorgehen sollten. Diese Auffassung ist für die Frösche von mir dadurch widerlegt worden, dass ich den Inhalt des rechten und linken Uterus, welcher vermöge der Anordnung des Darms nur aus dem gleichseitigen Ovar stammen kann, getrennt gezüchtet und nahezu ein und dasselbe Sexualitätsverhältnis erhalten habe (vgl. S. 101 Anm.). Bei Säugetieren ist es durch Helen King, Doncaster und Marshall bewiesen worden, dass nach völliger Exstirpation eines Ovars das zurückbleibende Ovar gleichviel männliche wie weibliche Nachkommenschaft liefert.

zwischen den dem Ausgang benachbarten und den im oberen Abschnitt befindlichen Eiern vorhanden sein könnte. Ich sorgte dafür, dass bei jeder Befruchtung Eier sowohl aus dem rechten wie dem linken Uterus und innerhalb eines und desselben Uterus aus verschiedenen Regionen genommen wurde. So wurde vermieden, dass das Resultat der Versuche durch verschiedene Beschaffenheit des Eimaterials getrübt wurde. Da die Versuche ferner den Zweck hatten, zu entscheiden, ob der Einfluss der Spermatozoen auf die Geschlechtsbestimmung — ganz abgesehen von ihrem Reifezustand — je nach den einzelnen Männchen ein verschiedener ist und ob ein derartiger individueller Einfluss, falls er sich nachweisen lassen sollte, auf die Eier verschiedener Tiere in gleichem Sinne wirkt, wurde folgende Anordnung des Experiments gewählt. Es wurden mehrere Weibchen, welche entweder am gleichen Morgen oder am Tag vorher zu laichen begonnen hatten, abgetötet und ihre Eier mit dem Samen der ausgewählten Männchen befruchtet. Nennen wir die zum Besuch benützten Weibchen a, b, c und d und die Männchen 1, 2, 3 und 4, so würden sich im ganzen 16 verschiedene Befruchtungen ergeben, nämlich:

$$\begin{array}{cccc} a^1 & a^2 & a^3 & a^4 \\ b^1 & b^2 & b^3 & b^4 \\ c^1 & c^2 & c^3 & c^4 \\ d^1 & d^2 & d^3 & d^4. \end{array}$$

Ich habe die erste derartige Befruchtungsserie (2 Weibchen mit 6 verschiedenen Männchen) schon 1905 angesetzt; weitere Versuche habe ich 1906, 1907 und 1908 vorgenommen, so dass wir im ganzen jetzt die Resultate von 26 Versuchsserien mit mehr als 100 Befruchtungen zur Verfügung stehen.

Dabei hat es sich herausgestellt, dass es ganz außerordentlich schwierig ist, sichere Resultate zu gewinnen. Wiederholt habe ich es erfahren, dass Kulturen trotz aller Sorgfalt und Mühe eine sehr hohe Sterblichkeit besaßen. Diese Sterblichkeit ist am häufigsten durch das Eimaterial veranlasst; aber auch die Samenfäden können Ursache sein. Mehrfach habe ich beobachtet, dass Eier der verschiedensten Weibchen mit dem Sperma eines bestimmten Männchens befruchtet, sich schlecht entwickelten. Die Spermatozoen können somit einen schädigenden Einfluss auf die Entwickelung ausüben, wie es in noch viel drastischerer Weise von meinem Bruder für Spermatozoen festgestellt wurde, welche vorher einer Radiumbehandlung unterworfen waren. Unter den sich schlecht entwickelnden Kulturen gab es einige, welche zunächst nicht durch große Sterblichkeit ausgezeichnet waren, wohl aber sehr bald das Wachstum und die weitere Entwickelung einstellten. Alle Versuche, derartige Zwergtiere über das frühe beinlose Kaulquappenstadium

hinaus zu züchten, waren erfolglos. Nur einigen wenigen gelang es, die Entwickelungshemmung zu überwinden; diese wuchsen dann sogar zu außergewöhnlicher Größe heran. Ein empfindlicher Übelstand war es auch, dass einige Male sich eine in ihren Ursachen mir rätselhafte Epidemie entwickelte, dadurch ausgezeichnet, dass starke Blutungen in der Haut auftraten. Derartig infizierte Kulturen starben meist innerhalb weniger Tage aus. Am meisten aber wurde der Erfolg meiner Untersuchungen dadurch beeinträchtigt, dass es bei *Rana esculenta* ähnlich wie bei *R. temporaria* vorkommt, dass ganze Kulturen durch eine Indifferenz des Geschlechtsapparats ausgezeichnet sind, welche eine genaue Bestimmung des Sexualitätsverhältnisses unmöglich macht. Ich werde auf diese Kulturen, welche nach anderer Richtung hin von großem Interesse sind, sogleich noch zurückkommen.

So sehr nun auch die experimentellen Prüfungen des Spermas mir trotz aller Arbeit keine befriedigenden Ergebnisse geliefert haben, so hat sich doch ein klares Resultat herausgestellt, dass es vollkommen ausgeschlossen ist, die rein männlichen Kulturen durch Altersveränderungen der Spermatozoen zu erklären, dass vielmehr nur die Überreife der Eier in Betracht gezogen werden kann. Für das Sexualverhältnis war es völlig gleichgültig, ob die bei der Befruchtung verwandten Spermatozoen von Tieren stammten, deren Brunst 14—28 Tage lang schon vorüber war, oder von brünstigen Tieren, oder von Tieren, welche noch keine Tendenz zur Begattung zeigten. Ich erhielt zwar bei meinen Experimenten einige Male rein männliche Kulturen; diese ließen sich aber nur aus der Beschaffenheit der Eier erklären; es ist wohl ziemlich sicher, dass hier Weibchen mit überreifen Eiern vorgelegen hatten. Wahrscheinlich waren die betreffenden Weibchen besprungen worden; das Männchen hatte aber — vielleicht beim Einfangen der Copulae — die Umklammerung losgelassen, so dass eine zweite Kopulation vorlag, als ich das betreffende Weibchen zum Ansetzen der Kultur benutzte. Es handelte sich um zwei Weibchen, welche aus Irschenhausen stammten. Das Eimaterial des einen wurde erstens mit Samen von einem brünstigen Irschenhausener Männchen, zweitens mit Samen eines aus der Umgebung von Florenz stammenden Männchens befruchtet. Das Sexualverhältnis war im ersten Fall 35 ♂ : 2 ♀, im zweiten Fall 153 ♂ : 1 ♀. Beim zweiten Weibchen kamen ein Irschenhausener (I), ein Lochhausener (II) und ein Florentiner Männchen (III) zur Verwendung. Die Zucht ergab

I 103 ♂ : 0 ♀, II 150 ♂ 3 J., III. 167 ♂ : 2 ♀.

Zur Erläuterung habe ich noch zu bemerken, dass die aus der Umgegend von Florenz stammenden Männchen daselbst am 6. Mai in Kopula gefangen und getrennt worden waren, um das Ablaichen der Weibchen zu verhindern, dass damals die Laichzeit an der be-

treffenden Lokalität zu Ende ging, so dass nur mit großer Mühe das Material noch beschafft werden konnte. Die Laichzeit in Lochhausen hatte eine Woche später ihren Höhepunkt, die in Irschenhausen in dem letzten Drittel des Mai. Die an erster Stelle genannte Befruchtungsserie war am 4. Juni, die andere am 23. Mai angesetzt worden. Bei beiden Serien waren daher die Männchen sowohl von Italien wie von Lochhausen überreif, erstere in einem Fall sogar fast um 5 Wochen. Besonders günstige Verhältnisse gestatteten mir übrigens in ganz einwurfsfreier Weise den Beweis zu führen, dass in der ersten der beiden Befruchtungsserien, in denen nahezu ausschließlich Männchen erzüchtet wurden, nur die Beschaffenheit der Eier Ursache gewesen sein kann. Am 4. Juni, an welchem ich die betreffende Überreifekultur erzielte, hatte ich noch ein zweites Irschenhauser Weibchen zu einer Parallelkultur benutzt; ich hatte seine Eier mit dem Sperma derselben Irschenhauser und Florentiner Männchen befruchtet, außerdem aber noch mit einem dritten aus Lochhausen stammenden Männchen. Diese Parallelkultur ergab — abgesehen von dem Auftreten sogen. indifferenter Formen bei der Befruchtung durch das Lochhausener Männchen, worauf ich noch zurückkommen werde — die gewöhnlichen Sexualitätsverhältnisse, annähernd gleichviel Männchen und Weibchen. Ich stelle im folgenden die beiden Parallelkulturen in Vergleich, indem ich das eine Irschenhauser Weibchen als a, das zweite als b bezeichne und die drei Männchen wieder mit I, II und III numeriere, I = Irschenhausen, II = Lochhausen, III = Florenz.

Tabelle I.

a	I 53 ♂, 2 ♀	II —	III 153 ♂, 1 ♀
b	84 ♂, 86 ♀	90 ♂, 36 J., 79 ♀	182 ♂, 114 ♀

Dass bei der Befruchtung des Weibchens b mit dem Florentiner Männchen (III) die Zahl der Männchen nicht unerheblich die der Weibchen überwiegt, ist keinenfalls von allgemein prinzipieller Bedeutung. Denn in vielen analogen Fällen — ich verweise auf die Zusammenstellung in der Tabelle II ist von einem derartigen Verhalten der überreifen Florentiner Männchen nichts zu bemerken.

Die Ansicht, dass Überreife der Eier Ursache des fast ausschließlich männlichen Charakters der besprochenen zwei Kulturen war, findet weitere Unterstützung in den mikroskopischen Untersuchungen von Kuschakewitsch, welcher darüber schon an anderer Stelle berichtet hat. Ich hatte Herrn Kuschakewitsch zur Vervollständigung seiner Untersuchungen über Hodenentwickelung Material aus den genannten Kulturen zur Konservierung zur Verfügung gestellt. Derselbe fand an ihnen dieselben Besonderheiten, welche er als charakteristisch für die Hodenentwickelung der Überreifekulturen festgestellt hatte, wieder.

Um nun noch weiter zu zeigen, dass das Sexualverhältnis durch den Reifezustand der Spermatozoen nicht geändert wird, teile ich in Tabelle II noch einige weitere Resultate aus meinen Kulturlisten mit. In derselben sind die Weibchen mit römischen, die Männchen mit arabischen Ziffern bezeichnet. Ihre Reihenfolge gibt die Reihenfolge an, in welcher die Geschlechtsreife an den einzelnen Orten eintritt. I 1 bedeutet Florentiner Material, II 2 Material aus Lochhausen, III 3 aus Irschenhausen, IV 4 aus Schleißheim, V 5 aus Dorfen. Wo aus derselben Gegend zwei Tiere zu Parallelkulturen benutzt wurden, sind sie mit a und b unterschieden. In der ersten Kolumne steht jedesmal das Datum, an welchem die Kultur angesetzt wurde.

Tabelle II.

A.		1.	2.	3 a	3 b
27./5.08.	III	42 ♂ : 54 ♀	25 ♂, 98 J., 11 ♀	88 ♂ : 67 ♀	85 ♂ : 88 ♀
B.		1.	2.	3.	
19./5.09.	III	81 ♂ : 86 ♀	67 ♂ : 66 ♀	67 ♂ : 77 ♀	
C.		1.	2.	3.	
21./5.09.	Ia	84 ♂ : 77 ♀	98 ♂ : 70 ♀, 12 J.	76 ♂ : 56 ♀	
	Ib	87 ♂ : 63 ♀	163 ♂ : 105 ♀	83 ♂ : 79 ♀	
	III	180 ♂ : 180 ♁	178 ♂ : 207 ♀	174 ♂ : 195 ♀	
D.		1.	2.	3a	3b
27./5.09.	IIIa	140 ♂ : 142 ♀	52 ♂ : 34 ♀	112 ♂ : 97 ♀	109 J.
	IIIb	67 ♂ : 68 ♀	20 ♂ : 10 ♀, 5 J.	162 ♂ : 114 ♀, 4 J.	1 ♂, 41 J.
	IIIc	52 ♂ : 50 ♀	70 ♂ : 69 J.	54 ♂ : 1 ♀, 71 J.	3 ♂, 1 J., 64 ♁

Die Kultur C ist dadurch noch von Interesse, dass die Florentiner Weibchen Ia und Ib nach der Laichperiode noch längere Zeit (6.—20. Mai) vom Männchen getrennt gehalten waren, so dass jedenfalls ein gewisses Maß von ovarialer Überreife vorlag. Daraus erklärt sich vielleicht auch, dass eine nicht unbedeutende Zahl Eier bei der Befruchtung nicht anging.

Wenn nun auch die mitgeteilten Kulturresultate die Ansicht endgültig widerlegen, dass alternde Spermatozoen eine männliche Nachkommenschaft erzeugen, so würde es doch verfehlt sein, wenn man der verschiedenen Beschaffenheit der Spermatozoen jeden Einfluss auf das Sexualitätsverhältnis absprechen wollte. Wäre es der Fall, so müsste das Sexualitätsverhältnis für das Eimaterial eines und desselben Weibchens das gleiche sein, auch wenn die einzelnen Portionen desselben mit Samen verschiedener Männchen befruchtet wurde. Das ist aber nicht der Fall, wie besonders die Kultur C (20./5. 1909) lehrt. Denn die Kombination ♀ Ia + ♂ 1 ergab das Sexualitätsverhältnis 109%, die Kombination ♀ Ia + ♂ 2 140%, desgleichen die Kombination ♀ Ib + ♂ 1 140%,

die Kombination I b 2 160%; bei beiden Weibchen bedingte das Männchen 2 eine Steigerung der Sexualitätsziffer im Vergleich zu Männchen 1. Dabei ergab Weibchen III dem gleichen Männchen gegenüber das entgegengesetzte Verhalten. Ähnliches lässt sich aus Kultur D (27./5. 1909) und vielen anderen Kulturen entnehmen, wobei jedoch immer die Gefahr in Erwägung gezogen werden muss, dass die vorhandenen Unterschiede der Sexualität durch eine verschiedene Mortalität von Männchen und Weibchen herbeigeführt sein könnten.

Viel beweisender als durch das bisher mitgeteilte Material wird jedoch der große Einfluss, welchen die Spermatozoen auf die Entwickelung des Geschlechts ausüben, durch eine Reihe weiterer Kulturen bewiesen, die ich wegen ihres besonderen Charakters getrennt bespreche. Um hier verständlich zu werden, muss ich etwas weiter ausholen. Bei den ausgedehnten Untersuchungen, welche ich über die Geschlechtsorgane von Froschlarven und jungen Fröschchen angestellt habe, bin ich zu dem überraschenden Resultat gekommen, dass die einzelnen Froschkulturen in der gesamten Entwickelungsweise der Geschlechtsorgane sich ganz erheblich voneinander unterscheiden können. Man kann geradezu von zwei verschiedenen Typen reden. Der eine derselben ist dadurch charakterisiert, dass sich schon sehr frühzeitig (bei Larven mit schwach entwickelten Hinterbeinen) ohne mikroskopische Untersuchung mit Sicherheit erkennen lässt, ob ein Männchen oder ein Weibchen vorliegt. Untersucht man gar Fröschchen, welche in der Metamorphose begriffen sind, so ist der Unterschied zwischen dem kurzen, gedrungenen, ovalen, glatten Hoden und dem lang ausgezogenen, krausenartig gefalteten, körneligen Ovar ganz gewaltig. Diesem frühzeitig differenzierten Typus steht ein zweiter Typus gegenüber, den ich vor 4 Jahren auf dem Zoologentag in Rostock genauer charakterisiert und als indifferenten Typus bezeichnet habe. Kuschakewitsch hat meine Angaben bestätigt und durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen erweitert; er hat auch den Ausdruck „Indifferente Formen" beibehalten. Hier findet man bei den meisten Froschlarven und ausmetamorphosierten Fröschchen, ja selbst bei großen im Freien gefangenen, mindestens 2 Jahre alten Tieren die Geschlechtsdrüse als einen unansehnlichen, durchscheinenden Strang auf der Niere, der nicht selten stumpf oder gar rechtwinklig geknickt und so in einen der Niere aufliegenden und einen dem unteren Rand des Fettkörpers entlang laufenden Schenkel abgeteilt ist. Meist ist der Strang rosenkranzförmig angeschwollen, weil in seinem Innern rundliche, hintereinander gereihte Hohlräume lagern. Da diese Hohlräume während der Entwickelung des Ovars auftreten, bei der Hodenentwickelung dagegen durch solide Zellstränge (Genitalstränge) vertreten werden, gleicht die indifferente

Geschlechtsdrüse einem frühen Stadium der Ovarialanlage, so dass man sie als ein auf früher Entwickelungsstufe stehen gebliebenes Ovarium bezeichnen könnte. Gewöhnlich findet man nun in einer „indifferenten" Kultur auch Individuen mit deutlich ausgesprochenen Hoden und leidlich entwickelten Ovarien und zwar in wechselnder Zahl, dazwischen Übergänge vom indifferenten Zustand sowohl nach der Seite des Hodens als auch des Ovars hin, so dass man ganz in Verzweiflung kommt, wenn man versucht, die Formen zu klassifizieren. Ich habe es früher versucht und sie in Indifferente, Indifferente mit Neigung zum Ovar, Indifferente mit Neigung zum Hoden, typische Ovarien und typische Hoden eingeteilt, habe mich aber mehr und mehr überzeugt, dass dadurch die Schwierigkeiten nur gehäuft werden. Wenn ich nach einem längeren Zeitraum von Neuem eine Klassifikation vornahm, kam ich jedesmal zu anderen Resultaten. Ich halte es daher für das zweckmäßigste, zwei Kategorien zu bilden, und Tiere mit unzweifelhaftem Hoden allen übrigen (Indifferenten, Indifferenten mit weiblichem Einschlag, typischen Weibchen) gegenüberzustellen. Freilich wird damit das wahre Sexualitätsverhältnis nicht zum Ausdruck gebracht. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass ein großer Teil der „Indifferenten", ähnlich wie es mit den Pflüger'schen „Hermaphroditen" von *Rana temporaria* der Fall ist, sich noch zu Männchen umbilden werden. Wie dies mein Schüler Schmitt-Marcell für *Rana temporaria* bewiesen hat, so hat Kuschakewitsch bei *Rana esculenta* die Umbildung eines Teils der indifferenten Gonaden in Hoden histologisch genauer verfolgt.

Auch die Verbreitungsweise spricht dafür, dass nicht alle indifferenten Formen Weibchen mit Entwickelungshemmung des Ovars sind; dieselbe ist eine sehr merkwürdige. Alle Kulturen, welche von Schleißheimer und Dorfener Material stammten, sowie die im Freien gesammelten Froschlarven und jungen Fröschchen zeigten den indifferenten Charakter. Im Gegensatz dazu war das Irschenhausener Material gleichgültig, ob im Freien gesammelt oder nach künstlicher Befruchtung gezüchtet, meist sexuell frühzeitig differenziert. Bei meinen vielen künstlichen Befruchtungen von Irschenhausener Weibchen habe ich nur zwei Ausnahmen beobachtet, zwei indifferente Kulturen, von denen weiter unten noch die Rede sein wird. Von Lochhausen habe ich beiderlei Typen erhalten; doch überwogen sowohl bei meinen Kulturen, als auch bei dem im Freien aufgesammelten Material die indifferenten Formen.

An den Orten, in denen geschlechtliche Indifferenz der jungen Tiere die Regel ist, findet man unter den geschlechtsreifen Individuen ungefähr gleichviel Männchen wie Weibchen. Wenn man dagegen die Jugendformen untersucht, trifft man im Vergleich zu den differenzierten Männchen enorm viele indifferente Formen, so

dass es ganz undenkbar ist, dass alle indifferenten Formen sich zu Weibchen weiter entwickeln. Anfang Juli 1910 ließ ich in der Umgebung von Dorfen junge Fröschchen aufsammeln. Ich erhielt 28 Stück, von denen der Größe nach zu schließen 7 einjährige, 21 zweijährige kräftige Tiere waren. Drei derselben hatten typische Hoden, 23 indifferente Geschlechtsdrüsen; bei drei weiteren war die Geschlechtsdrüse etwas kräftiger und begann die Charaktere eines Ovars anzunehmen. Aufsammlungen in Lochhausen, welche sich über mehrere Jahre erstreckten, ergaben 94 ♂, 157 J., 22 typische Weibchen. Da es in Lochhausen neben indifferenten Gelegen solche mit ausgeprägter Sexualität gibt, muss man, um das Sexualitätsverhältnis der indifferenten Formen zu bestimmen, von den normal geschlechtlichen Formen absehen und demgemäß für dieselben gleichviel Männchen und Weibchen in Abzug bringen, also 22, so dass für die indifferenten Kulturen sich das Verhältnis 74 ♂ zu 157 J. ergibt. Zähle ich schließlich alle meine durch künstliche Kultur erzielten indifferenten Kulturen zusammen, so finde ich unter Mitberücksichtigung von 14 in dieser Arbeit nicht genannten Kulturen die Zahlen 376 ♂ zu 1977 J. In allen diesen Fällen überwiegen die Indifferenten an Zahl so enorm die Männchen, dass es ganz ausgeschlossen erscheint, sie sämtlich für Jugendformen von Weibchen zu erklären. Vielmehr müssen wir annehmen, dass ein sehr großer Teil der Indifferenten sich nachträglich noch zu Männchen würde umdifferenziert haben, wenn sie am Leben geblieben wären.

Für den Nachweis eines von den Spermatozoen ausgehenden, geschlechtsbestimmenden Einflusses ist es nun von hohem Interesse, zu sehen, dass die Spermatozoen die Fähigkeit haben, den Eiern den indifferenten Charakter zu induzieren. Am schönsten erläutert diesen Satz eine im Jahr 1906 von mir angesetzte Kultur. Das Eimaterial eines aus Lochhausen stammenden Weibchens wurde mit Samen von 5 Männchen befruchtet, von denen das 1. aus Lochhausen, das 2. aus Florenz, das 3. und 4. abermals aus Lochhausen, das 5. aus Dorfen stammte. Die drei ersten Kulturen zeigten ein klares Sexualitätsverhältnis, die beiden letzten vorwiegend Indifferenz.

1. 111 ♂ : 101 ♀	3. 67 ♂ : 79 ♀ + 3 J.	5. 3 ♂ : 190 J. : 11 ♀
2. 52 ♂ : 52 ♀ + 2 J.	4. 3 ♂ : 131 J. : 19 ♀	

Eine ähnliche Beobachtung habe ich später noch mehrmals gemacht, desgleichen auch Kuschakewitsch. In einem der von mir beobachteten Fälle ergaben die Eier eines Irschenhausener Weibchens mit Samen eines Irschenhausener (1) und eines Florentiner Männchens (2) befruchtet, vollkommen klare Sexualitätsverhältnisse, bei Befruchtung durch ein Lochhausener Männchen (3) außer

deutlichen Männchen und Weibchen eine große Zahl indifferenter Formen.

1. 176 ♂ : 114 ♀ | 2. 84 ♂ : 86 ♁ | 3. 96 ♂ : 79 ♀ + 38 J.

Rücksichtlich eines weiteren Beispiels verweise ich auf die zweite Kultur der Tabelle III (Weibchen III A mit Männchen 1, 2, 3a, 3b).

Während in den besprochenen 2 Serien die normale Sexualität die Regel, Indifferenz die Ausnahme bildet, kommt gelegentlich auch das entgegengesetzte Verhalten vor, dass Befruchtung mit einer Art Spermatozoen klar ausgeprägte Sexualität hervorruft, während bei Anwendung anderweitiger Spermatozoen Indifferenz herrscht. So lieferte ein Lochhausener Weibchen, mit zwei Lochhausener Männchen befruchtet, wie es bei dieser Befruchtungsweise meist der Fall zu sein pflegt, indifferente Kulturen mit relativ geringer Zahl von Männchen, bei Paarung mit einem Florentiner Männchen dagegen das Sexualitätsverhältnis 102 ♂ : 61 ♀. Das Gleiche lässt sich aus der letzten Reihe der Tabelle III (Weibchen III c) entnehmen. Dieselbe enthält die Resultate der Paarungen eines Irschenhausener Weibchens mit Lochhausener und Irschenhausener Männchen und einem Florentiner Männchen. Während letztere Befruchtung das Verhältnis 52 ♂ : 50 ♀ zeigt, sind die drei anderen Kulturen indifferent. Auffallend in beiden Fällen ist die Erscheinung, dass in übereinstimmender Weise die deutliche sexuelle Differenzierung durch Florentiner, also überreife Männchen bedingt war. Die Erscheinung verdient um so mehr Beachtung, als mancherlei Erfahrungen darauf hinweisen, dass die Befruchtung mit unvollkommen reifen Männchen Indifferenz zu begünstigen scheint. Ich verweise zur Erläuterung abermals auf Tabelle III (Weibchen II a) erste Reihe. Die zwei indifferenten Kulturen wurden hier durch ein noch nicht brünstiges Lochhauser und ein von der vollen Geschlechtsreife noch weit entferntes Dorfener Männchen bedingt. Dass jedoch der verschiedene Reifezustand der Spermatozoen die verschiedene Differenzierungsenergie der Geschlechtsdrüsen nicht allein erklärt, geht zur Genüge daraus hervor, dass an gewissen Lokalitäten indifferente Kulturen auch bei normal reifen und überreifen Männchen und Weibchen sehr häufig vorkommen.

Ob durch den als Indifferenz bezeichneten Zustand der Geschlechtsdrüsen das normale Sexualitätsverhältnis 50 : 50 in den besprochenen Kulturen abgeändert wird, lässt sich aus meinen Versuchen nicht entnehmen, da ich die indifferenten Fröschchen abtöten musste und nicht soweit züchten konnte, bis es sich feststellen ließ, in welchem Verhältnis die Tiere sich zu typischen Männchen und Weibchen umwandeln. Indessen erwies sich ein Teil meiner indifferenten Kulturen vermöge anderer Eigentümlichkeiten als ge-

eignet, um zu erkennen, dass geschlechtsbestimmende, auch die Proportion 50 : 50 abändernde Einflüsse von den Spermatozoen ausgehen können. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass Eier, welche mit gewissen Spermatozoen indifferente Kulturen liefern, mit Spermatozoen anderer Frösche befruchtet, sich ausschließlich oder fast ausschließlich zu Weibchen entwickelten. Die in diesen Kulturen erzüchteten Weibchen, sowohl Larven wie metamorphosierte Fröschchen, besaßen Ovarien von einer ganz außergewöhnlichen Beschaffenheit; dieselben bildeten nicht wie sonst breite krausenartig gefaltete grobkörnige Blätter, sondern zylindrische oder wurstförmige, schwach gewundene Wülste mit glatter Oberfläche. Die Ursache des abweichenden Aussehens der Geschlechtsdrüse war dadurch bedingt, dass die Eier erheblich kleiner waren als in den Blätterovarien, dafür um so zahlreicher vorhanden. Ich habe die Erscheinung in zahlreichen Kulturserien beobachtet. Zur Erläuterung wähle ich zwei besonders lehrreiche Beispiele heraus. Bei der ersten Kultur kamen 3 Lochhausener Weibchen (IIa, IIb, IIc) zur Verwendung, bei der zweiten 3 Weibchen aus Irschenhausen (III a, III b, III c). Bei der ersten Kultur wurden 2 brünstige und 1 noch nicht brünstiges Lochhausener (2a, 2b, 2c)

Tabelle III A.

1.	2a	2b	2c	4.
IIa 52 ♂ : 52 ♀ + 2 J. IIb 49 ♂ : 44 J. IIc 102 ♂ : 98 J.	111 ♂ : 101 ♀ 69 ♂ : 178 J. 70 ♂ : 165 J.	67 ♂ : 79 ♀ + 3 J. 160 ♂ : 127 J. 70 ♂ : 88 J.	3 ♂ : 130 J. + 19 ♀ 5 ♂ : 220 ♀ — [9]	42 ♂ : 190 J. + 11 ♀ 1 ♂ : 31 ♀ 99 ♀

Tabelle III B.

1.	2.	3a	3b
III a 140 ♂ : 142 ♀ III b 67 ♂ : 68 ♀ III c 52 ♂ : 50 ♀	52 ♂ : 34 ♀ 162 ♂ : 114 ♀ + 2 J. 54 ♂ : 69 J.	112 ♂ : 97 ♀ 162 ♂ : 114 ♀ + 4 J. 54 ♂ : 1 ♀ + 71 J.	109 J. 1 ♂ : 41 J. 3 ♂ : 1 J. + 64 ♀

9) Zu den eingeklammerten Stellen der Kultur II c ist zu bemerken, dass die durch Befruchtung II c, 2 c gewonnene Zucht durch einen unglücklichen Zufall verloren ging, bei der an dritter Stelle aufgeführten Zucht wurde nicht das Männchen 2 c (Lochhausen), sondern ein aus Florenz stammendes Männchen x benutzt.

Männchen, ein noch nicht brünstiges Männchen aus Dorfen (4) und ein Florentiner Männchen, welches schon längere Zeit die Brunst hinter sich hatte (1), benutzt. Bei der zweiten Kultur dienten 3 Irschenhausener Weibchen (IIIa, IIIb, IIIc) und 2 Irschenhausener Männchen (3a und b), sowie ein Männchen aus der Umgegend von Florenz (1).

Die zwei zur Erläuterung herangezogenen Kulturen ermöglichen uns, noch einiges zur Charakteristik der Weibchen erzeugenden Spermatozoen hinzuzufügen; sie zeigen nämlich die oben schon hervorgehobene Besonderheit, dass sie Eiern, welche, durch andere Spermatozoen befruchtet, deutliche sexuelle Differenzierung erkennen lassen, die Entwickelung zur Indifferenz induzieren. Man kann den indifferenten Zustand des Geschlechtsapparats im allgemeinen als eine Verschiebung der Sexualität nach der weiblichen Seite hin auffassen, mit welcher zugleich eine Entwickelungshemmung des Geschlechtsapparats verbunden ist. Ist die Tendenz zur sexuellen Differenzierung in den Eiern zwar vorhanden, aber nicht stark entwickelt, so können die Spermatozoen sie zu dem geringen Maß weiblicher Präponderanz, wie er durch Indifferenz des Geschlechtsapparats bezeichnet wird, veranlassen. Ist aber die Neigung zur Indifferenz den Eiern ohnehin eigentümlich, so wird durch die gleichgerichtete Tendenz der Spermatozoen eine weitere Verschiebung nach der weiblichen Seite herbeigeführt. So kommen dann die Ovarien mit zylindrischer walzenförmiger Gestalt zustande.

Die hier vorgetragene Auffassung der indifferenten Kulturen stützt sich auf ein sehr umfangreiches Beobachtungsmaterial (vgl. S. 88). Immerhin kann ich hier nicht übergehen, dass einige Resultate der Tabelle III mit ihr nicht übereinstimmen; es gilt dies von den Befruchtungen IIb und IIc mit Männchen 1 und Weibchen IIb mit Männchen 2b und Weibchen IIc mit Florentiner Männchen x. In diesen vier Fällen ist die Zahl der Männchen eine so große, dass man hier von einer Verschiebung des Gesamtcharakters der Kultur nach der weiblichen Seite nicht reden kann. Man kann nur sagen, dass hier die Weibchen durch indifferente Formen vertreten sind. Vielleicht hat hier eine frühzeitige Umwandlung der anfangs indifferenten Formen in Männchen stattgefunden.

Zur Charakteristik der indifferenten Kulturen muss ich schließlich noch eine Eigentümlichkeit erwähnen, auf die ich schon in meinem Rostocker Vortrag eingegangen bin und die auch Kuschakewitsch hat bestätigen können. Wie nicht anders zu erwarten war, bin ich bei meinen Überreifekulturen auch auf Weibchen gestoßen, deren Eier die Entwickelung zur Indifferenz einschlugen. Es ergab sich, dass die durch Überreife bedingte Verschiebung nach der männlichen Seite hier lange nicht so ausgesprochen war als bei den Kulturen mit klar differenzierter Sexualität. Immerhin lässt sich ein gewisses Maß

von Verschiebung erkennen, wie folgendes Kulturresultat beweist. Es handelt sich um zwei Befruchtungen desselben Weibchens mit Samen desselben Männchens, welche durch ein Intervall von 55 Stunden getrennt waren. Wenn ich in der Aufzeichnung Weibchen und Indifferente nicht ausscheide, ergeben sich folgende Zahlen. Befr. 1. 83 ♂ : 130 J. Befr. 2. 90 ♂ : 71 J.

Auch die Erscheinungen der Überreife sprechen somit für die oben schon geäußerte Vermutung, dass indifferenter Charakter der Geschlechtsorgane gleichbedeutend ist mit einer Verstärkung der weiblichen Tendenz. Denn dass der Ausschlag nach der männlichen Seite so gering ist, lässt sich nur durch Annahme einer verstärkten weiblichen Tendenz erklären.

Wir haben nun zu erörtern, wie sich die an Amphibien gemachten Erfahrungen in den Anschauungskreis einfügen, zu dem die Heterochromosomenforschung geführt hat.

Leider sind wir nicht darüber orientiert, ob während der Spermio- und Ovogenese sich Heterochromosomen nachweisen lassen. Ich hatte, da ich selbst keine Zeit hatte, einen meiner Schüler veranlasst, die Frage zu prüfen; derselbe wurde jedoch durch anderweitige Verhältnisse genötigt, die Untersuchung aufzugeben. Bei der großen Zahl der Chromosomen wird die Untersuchung nicht ganz leicht sein; besonders werden die Reifeteilungen der Eier ganz außerordentliche Schwierigkeiten bieten. Auch wird man mit der Möglichkeit rechnen müssen, dass eine latente Heterochromatie vorhanden ist, eine Verschiedenartigkeit der Chromosomen, welche sich an ihrem Äußeren nicht erkennen lässt, welche aber in ihrem Einfluss auf das Gleiche hinauskommt, als ob deutliche Heterochromosomen vorhanden wären. Hat doch auch bei *Abraxas grossulariata* die mikroskopische Untersuchung keine Resultate zutage gefördert. Bei den Fröschen sind sogar Momente gegeben, welche dafür sprechen, dass die durch die Heterochromosomen bedingte Differenzierung nicht so ausgesprochen ist, wie z. B. bei Insekten. Sind doch, wie die Neigung zu Hermaphroditismus und Indifferenz zeigt, die Sexualitätsverhältnisse in einem sehr labilen Zustand. Unter diesen Umständen müssen wir versuchen, uns mit dem experimentell festgestellten Tatbestand abzufinden und nach Analogie mit den besser bekannten Verhältnissen anderer Tiere unsere Schlüsse ziehen.

Bei allen Wirbeltieren, welche bisher genauer auf ihre Spermiogenese untersucht wurden, hat sich herausgestellt, dass das weibliche Geschlecht homogamet, das männliche heterogamet ist. Danach würde man ähnliches auch bei den Fröschen zu erwarten haben. Die Erklärung der Wirkungsweise der Überreife würde dagegen sich einfacher gestalten, wenn man die entgegengesetzte Annahme machen und das weibliche Geschlecht für heterogamet erklären würde. Nehmen wir daher zunächst heterogamete Beschaffenheit des weiblichen Geschlechts

an, so würden unter normalen Verhältnissen — um mich der Terminologie Wilson's zu bedienen — bei der Reifung x-Eier und y-Eier in ungefähr gleicher Anzahl entstehen. Die Spermatozoen würden dagegen alle von einer Beschaffenheit sein und das y-Chromosom enthalten. Bei der Befruchtung würden 50% Eier die Konstitution y + y, 50% dagegen die Konstitution x + y besitzen. Aus ersteren würden homogamete Männchen entstehen, aus letzteren dagegen heterogamete Weibchen. Bei Überreifekulturen würden die letzteren fehlen. Das wäre das Gegenteil von dem, was v. Baehr und Morgan bei Aphiden, Boveri und Schleip bei Rhabdonemen gefunden haben, wo nur Weibchen bei der Befruchtung gebildet werden. Bei Aphiden und Rhabdonemen erklärt sich das gänzliche Fehlen der Männchen in der Geschlechtsgeneration daraus, dass die y-Spermatozoen zugrunde gehen. In dem uns beschäftigenden reziproken Verhalten der Amphibien ist der Gedanke, es möchten die fehlenden x-Eier ausgestorben sein, ausgeschlossen. Es ist aber auch nicht nötig, einen derartigen Vorgang anzunehmen, um das Fehlen der x-Eier zu erklären. Da von den vier Teilprodukten der Reifeteilung drei, die Richtungskörper, zugrunde gehen, ist die Möglichkeit gegeben, dass das x-Element verschwindet, indem es in die Richtungkörper gerät. Wir hätten somit nur anzunehmen, dass Überreife einen bestimmenden Einfluss auf den Ablauf der Reifeteilung ausübt in der Weise, dass bei der Reduktionsteilung das x-Element eliminiert wird und nur y-Eier übrig bleiben. Dass die Richtungskörperbildung unter dem Einfluss der Überreife abläuft, geht aus der Beobachtung hervor, dass die Richtungskörper auch bei überreifen Eiern erst nach der Befruchtung, resp. nach der Entleerung der Eier aus dem Uterus in das Wasser abgeschnürt werden. Ob die Überreife hierbei einen unmittelbaren Einfluss ausübt, muss zunächst dahingestellt bleiben. Es wäre ja auch ein mittelbarer Einfluss denkbar, dass die eindringenden Spermatozoen vermöge der Überreife einen bestimmenden Einfluss auf den Verlauf der Richtungskörperbildung gewinnen, den sie sonst nicht besitzen. Um das zu entscheiden, müsste man versuchen, die Eireife vor der Besamung herbeizuführen.

Die Beobachtungen an Aphiden geben uns aber noch die Möglichkeit zu einer zweiten Erklärung des Resultats der Überreifekultur an die Hand, einer Erklärung, welche sich mit der Auffassung vereinigen lässt, dass das weibliche Geschlecht der Amphibien, wie bei Vögeln und Säugetieren homogamet, das männliche heterogamet ist. Bei allen parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arthropoden hat es sich herausgestellt, dass die weibliche Generationsfolge früher oder später einmal mit dem Auftreten von Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen abschließt. Ohne dass äußere Einwirkungen nachweisbar waren, treten somit anstatt

Weibchen erzeugender Eier Männchen erzeugende auf. Wir wissen durch die Untersuchungen Morgan's und v. Baehr's, dass die parthenogenetischen Weibchen 2 x-Chromosomen, die parthenogenetisch erzeugten Männchen nur 1 x-Chromosom enthalten. Die Chromosomenformel des Weibchens ist, wenn wir alle für uns nicht in Betracht kommenden Autochromosomen durch einen Strich ausdrücken: — x — x, die des Männchens — x — 0. Durch Morgan ist nun festgestellt worden, dass das dem Männchen fehlende zweite x-Chromosom bei der Reifeteilung in Verlust gerät. Der gleiche Verlust eines x-Chromosoms während der Reifeteilung ist von Boveri und Schleip bei *Rhabdonema nigrovenosum* zur Zeit, wo die als Ovar angelegte Geschlechtsdrüse sich durch Ausbildung von Spermatocyten in eine Zwitterdrüse verwandelt, nachgewiesen worden.

Ähnliches könnte auch bei den Eiern der Frösche vorkommen; es könnten hier auch die x-Chromosomen bei der Reifeteilung verloren gehen. Bei den parthenogenetischen männlichen Eiern der Aphiden unterbleibt die Reduktionsteilung, es wird nur ein Richtungskörper gebildet; es bleibt daher der diploide Kern erhalten und wird nur ein x-Chromosom ausgestoßen. Die Amphibieneier dagegen bilden, da sie ja befruchtet werden, zwei Richtungskörper und unterliegen somit der Reduktionsteilung; sie würden daher beide x-Chromosomen einbüßen müssen, so dass ihr Chromosomenbestand die Formel — 0 haben würde. Es ist klar, dass derartige Eier ganz unfähig sind, Weibchen zu liefern, gleichgültig, ob sie mit weiblichen Spermatozoen oder mit männlichen Spermatozoen befruchtet werden. Erstere würden mit x-losen Eiern heterogamete Männchen liefern mit der Formel — x — 0, letztere ebenfalls Männchen, aber mit der durch gänzliches Fehlen des x wieder homogamet gewordenen Formel — 0 — 0. Ob diese Erklärung richtig ist, müsste sich, falls die direkte Beobachtung der Chromosomen uns im Stich lassen sollte, durch Züchtung feststellen lassen. Denn der verschiedene Charakter der Männchen (das einemal — x — 0, das anderemal — 0 — 0) müsste zum Vorschein kommen, wenn man sie bis zur Geschlechtsreife züchten und mit normal reifen Weibchen paaren würde. Die Männchen mit der Konstitution — x — o müssten zweierlei Spermatozoen erzeugen, 1. — x, 2. — 0. Ihre Nachkommenschaft würde aus 50% Weibchen und 50% Männchen bestehen. Die Männchen mit der Konstitution — 0 — 0 würden nur einerlei Spermatozoen produzieren, welche ausschließlich wieder Männchen in der F^2-Generation liefern würden. An dem Charakter der F^2-Generation müsste man somit erkennen, welche der beiden oben aufgestellten Erklärungen für den eigentümlichen Charakter der Überreifekultur die richtige ist[10]).

10) Ich habe hier rein theoretisch eine Möglichkeit abgeleitet, bei welcher auch normal reife Weibchen eine rein männliche Nachkommenschaft liefern könnten.

Die kritische Beurteilung der Überreifekulturen, welche ich im vorausgehenden gegeben habe, lässt erkennen, dass die Resultate derselben sich leicht mit den Auffassungen vereinbaren lassen, zu denen die so erfolgreiche Heterochromosomenforschung geführt hat. Größeren Schwierigkeiten begegnen wir bei den „indifferenten Kulturen". Hier liegen einerseits sehr viel kompliziertere Verhältnisse vor; andererseits gestatten die Zustände der Geschlechtsdrüsen bei jungen Tieren keine so genaue Charakteristik der Sexualität, wie sie nötig wäre, um eindeutige Resultate zu erzielen. Um wenigstens einigermaßen Klarheit in die sehr verwickelten Verhältnisse zu bringen, will ich zunächst noch einmal kurz die wichtigsten Resultate rekapitulieren.

1. Indifferente Geschlechtsdrüsen, wie sie für die indifferenten Kulturen charakteristisch sind, sind Ovarien, welche sich von normalen Ovarien insofern unterscheiden, dass sie 1. sehr langsam heranreifen, oder mit anderen Worten eine Entwickelungshemmung erfahren haben, dass sie 2. zum Teil sich nachträglich zu Hoden umwandeln, wobei die Tendenz der Umbildung nach den einzelnen Individuen eine verschiedene ist.

2. Die Tendenz, indifferente Gonaden zu bilden, kann sowohl vom Samen, als auch von den Eiern aus bedingt sein. Denn es gibt Weibchen, welche mit einigen Männchen gepaart, normale Sexualität ergeben, mit anderen Männchen dagegen mehr oder minder ausgesprochene Indifferenz. Andererseits gibt es Männchen, welche, je nachdem sie mit dem einen oder dem anderen Weibchen gepaart werden, normal sexuelle oder indifferente Fröschchen erzeugen. Ob hierbei der bestimmende Einfluss von weiblicher oder männlicher Seite größer ist, kann ich zunächst noch nicht entscheiden, da die Zahl der Kulturserien, in welchen sowohl normale

---

Man könnte daher die Frage aufwerfen, ob nicht die oben erwähnten rein männlichen Kulturen, welche ich erhielt, ohne dass ich methodisch Überreife der Eier erzüchtet hatte, bei denen somit die Überreife, wenn auch wahrscheinlich, so doch nicht erwiesen war, vielleicht durch Befruchtung normaler Weibchen mit homogameten Männchen erklärt werden könnten. Ich halte diese Erklärung für unwahrscheinlich, bei einem Teil der Kulturen sogar für völlig ausgeschlossen. Die Kulturen waren erzielt worden, indem jedesmal 1 Weibchen mit 2 resp. 3 verschiedenen Männchen befruchtet wurde. Alle 2 resp. 3 Befruchtungen zeichneten sich durch den exklusiv männlichen Charakter aus und machten es wahrscheinlich, man kann sogar sagen, sicher, dass das Eigentümliche der Kulturen durch die Beschaffenheit der Eier bedingt war. Es wäre doch höchst merkwürdig, wenn ich in einer bestimmten Befruchtungsserie nur Männchen mit rein männlichen Spermatozoen angewandt hätte, während in keiner der vielen Parallelbefruchtungen ich ein Männchen gefunden habe, welches mit mehreren Weibchen nur männliche Nachkommenschaft erzielt hätte. In einer der beiden rein männlichen Serien war es übrigens mit Sicherheit auszuschließen, dass der Same Ursache des eigentümlichen Resultats gewesen ward. Denn die betreffenden Männchen waren mit einem zweiten Weibchen gepaart worden und hatten mit diesem normale Sexualität ergeben.

Sexualität als Indifferenz vorkamen, eine zu beschränkte ist. Leider waren bei der Mehrzahl meiner Parallelkulturen die Einzelkulturen entweder sämtlich indifferent oder sämtlich sexuell differenziert; das gemischte Vorkommen sexuell differenzierter und indifferenter Kulturen war eine Seltenheit.

3. Kombination indifferenter Spermatozoen und indifferenter Eier — es möge mir diese abgekürzte Ausdrucksweise gestattet sein — ergibt in der Regel wieder indifferente Kulturen, in nicht wenigen Fällen aber rein weibliche Nachkommenschaft. Die Verstärkung der weiblichen Tendenzen scheint dabei hauptsächlich von den Spermatozoen auszugehen. Denn in den beiden Kulturserien, in denen sich etwas Genaueres über die Beschaffenheit der Geschlechtszellen ausmachen ließ, ergab es sich, dass Spermatozoen mit gesteigerter Neigung zur Indifferenz für die rein weiblichen Kulturen die ausschlaggebende Rolle spielten. Die betreffenden Spermatozoen stammten von Männchen ab, die noch nicht die Höhe der Geschlechtsreife erreicht hatten. Auf eine gesteigerte Neigung zur Indifferenz schloss ich daraus, dass die Spermatozoen, welche mit indifferenten Eiern Weibchen geliefert hatten, indifferente Formen erzielten mit Eiern, welche bei Befruchtung mit anderen Männchen gut charakterisierte Männchen und Weibchen zu gleichen Teilen erzeugten.

Bei dem Versuch, die oben zusammengestellten Resultate kritisch zu beurteilen und aufzuklären, gehe ich davon aus, dass die indifferenten Fröschchen in mehrfacher Hinsicht an die parasitische Generation von *Rhabdonema nigrovenosum* erinnern. Das beiden Fällen Gemeinsame besteht darin, dass eine von Haus aus weibliche Anlage einer Geschlechtsdrüse sich in eine männliche Geschlechtsdrüse verwandelt. Der Unterschied ist immerhin ein bedeutender. Denn bei den Nematoden entsteht eine Zwitterdrüse, weil innerhalb einer und derselben Genitalröhre ein Teil des Zellmaterials auf dem weiblichen Zustand verharrt, ein anderer Teil sich männlich umwandelt. Bei den Fröschen dagegen wird Getrenntgeschlechtigkeit erzielt, indem ein Teil der Individuen die weibliche, ein anderer die männliche Entwickelungsrichtung einschlägt. Indessen ist es ja bekannt, dass bei Männchen der Amphibien dauernde Reste einer hermaphroditischen Beschaffenheit der Geschlechtsdrüse sehr häufig sind. Am auffälligsten ist es bei den Bufoniden, bei denen konstant Teile der Geschlechtsleiste sich zu einem allerdings niemals funktionierenden und somit rudimentären Ovar (Bidder'sches Organ) umbilden. Gewöhnlich ist es das obere Ende der Genitalleiste, in manchen Fällen können aber auch andere Teile. Partien, welche sonst Hodengewebe liefern, zu akzessorischen Bidder'schen Organen werden. Ferner ist daran zu erinnern, dass gar nicht selten mitten im Hoden Eier vorkommen. Der Unterschied

zu den Nematoden wäre somit dahin näher zu präzisieren, dass bei diesen alle Individuen sich zu Hermaphroditen entwickeln, bei den Amphibien nur ein Teil, und dass bei diesem Teil die weibliche Anlage rudimentär wird. Bei den Nematoden beruht die Umwandlung des Weibchens in ein Männchen, wie wir schon oben gesehen haben, auf Rückbildung eines der beiden x-Chromosome. Wollten wir die gleiche Vorstellung auf unseren Fall übertragen, so müssten wir annehmen, dass bei der Befruchtung der indifferenten Froscheier homogamete Eier entstehen, in denen ein x-Chromosom eine verschiedengradige Abschwächung erfahren hat. Ist die Abschwächung von Anfang an eine so hochgradige, dass das x-Chromosom gar nicht mehr zur Wirkung gelangt oder frühzeitig ganz schwindet, dann entstehen sofort Männchen. Ist die Abschwächung eine sehr geringe, so entstehen die Weibchen mit den merkwürdigen zylindrischen Ovarien.

Soweit ließen sich die Zustände der indifferenten Kulturen mit den vorliegenden Heterochromosomenerfahrungen in Übereinstimmung bringen. Größeren Schwierigkeiten begegnen wir, wenn wir uns Vorstellungen bilden wollen, in welcher Weise der zu indifferenten Kulturen führende Zustand des befruchteten Eies zustande kommt, welche Beschaffenheit der reifen Eier und Spermatozoen wir hierbei voraussetzen müssen.

Die ausnahmslos homogametische Beschaffenheit der befruchteten Eier sowohl bei den hermaphroditen Rhabdonemen, wie bei den rein weiblichen Aphiden — bei denen es aber schließlich doch zur Bildung von Männchen kommt — wird dadurch ermöglicht, dass die Hälfte der Spermatozoen zugrunde geht, und zwar gehen alle diejenigen Spermatozoen zugrunde, welche bei der Befruchtung heterogametische Beschaffenheit des Eies und dadurch männliche Nachkommenschaft bewirken würden. Den gleichen Vorgang in dem uns beschäftigenden Fall anzunehmen, halte ich für ausgeschlossen. Denn bestände das bei der Befruchtung verwandte Sperma aus Elementen von gleichartiger Beschaffenheit, so wäre es unverständlich, dass dasselbe Sperma mit anderen Eiern — unsere Erörterungen gehen von der Voraussetzung aus, dass die Eier homogamet sind — die Sexualitätsnorm (50 ♀ : 50 ♂) hervorbringt, was z. B. bei den Eiern der Kultur II a (Tabelle III) der Fall ist. Wollten wir gleichwohl an der Heterogametie des männlichen Geschlechts festhalten, so müsste man sich zu der Annahme entschließen, dass die meisten, in manchen Kulturen sogar alle von ♂-Spermatozoen befruchteten Eier zugrunde gehen. Obwohl die große Sterblichkeit der indifferenten Kulturen eine derartige Annahme nicht ausschließt, so halte ich sie doch aus früher schon erörterten Gründen für äußerst unwahrscheinlich.

Alle diese aus der Heterogamie des männlichen Geschlechts sich

ergebenden Schwierigkeiten würden vermieden werden, wenn wir Homogametie des männlichen und Heterogametie des weiblichen Geschlechts annehmen wollten. Es würde damit ein reziproker Fall zu dem Verhalten der Aphiden gegeben sein. Wir hätten als Faktoren einzusetzen rein männlich determinierte Spermatozoen, also ♂-Spermatozoen, die Eier zur Hälfte mit männlicher, zur Hälfte mit weiblicher Tendenz. Das Verschwinden der einen Kategorie von Eiern würde leicht daraus zu erklären sein, dass die Spermatozoen auf den Verlauf der Reifeteilung einen bestimmenden Einfluss ausüben könnten, ähnlich wie ich es für die Überreife auseinandergesetzt habe. Wollte man den Vergleich mit den Zuständen der Aphiden und Nematoden konsequent durchführen, so müsste man annehmen, dass wie dort die ♀-Spermatozoen, so hier nur die ♂-Eier erhalten blieben und dass der Männlichkeitsfaktor eine verschiedengradige Abschwächung erführe. Dem würde aber widersprechen, dass der Grundcharakter der indifferenten Kulturen ein weiblicher ist. Es würde daher besser den Tatsachen entsprechen, wenn man annähme, dass die ♁-Eier erhalten bleiben, dass aber ihre weibliche Potenz eine verschiedengradige Abschwächung erfährt. Vielleicht könnten die frühzeitig differenzierten Männchen auf erhalten gebliebene ♂-Eier zurückgeführt werden.

Die Versuche, die Resultate meiner Froschkulturen einheitlich zu erklären, werden durch die nötig werdende Häufung von Hypothesen für die meisten Leser etwas Unbefriedigendes haben. Auch ich bin der Ansicht, dass es dringend erwünscht ist, eine einfachere Erklärung zu finden. Wichtige Untersuchungen meines Kollegen Goldschmidts, über die ich hier nicht berichten kann, weil sie noch nicht veröffentlicht sind, scheinen mir eine derartige Erklärung anzubahnen. Da sie demnächst erscheinen, kann ich hier auf sie verweisen. Ich werde übrigens auf die Fragen, welche sich an die indifferenten Kulturen anschließen, noch einmal zurückkommen, wenn ich ähnliche Kulturen der Botaniker bespreche.

Was aber aus den Untersuchungen über Amphibien jetzt schon hervorgeht, kommt auf dasselbe hinaus, was auch die Untersuchungen über zyklisch sich fortpflanzende wirbellose Tiere ergeben haben. Der Geschlechtsbestimmung liegt zwar im großen und ganzen eine Norm zugrunde, welche sich in dem Verhältnis 50 : 50 ausdrückt, wie es bei mendelistischer Vererbung durch die Kreuzung homozygoter und heterozygoter Individuen bedingt wird. Diese Norm wird aber sicherlich in vielen, vielleicht sogar in den meisten Fällen nicht exakt aufrecht erhalten, weil es Einflüsse der verschiedensten Art gibt, welche modifizierend auf sie einwirken und Abweichungen von der mittleren Gleichgewichtslage beider Geschlechter, sei es nach der männlichen, sei es nach der weiblichen Seite bedingen.

Die Geschlechtsnorm wird, so müssen wir auf Grund der Chromosomenforschungen annehmen, durch die Konstitution der Kerne der Geschlechtszellen bestimmt. Es scheint, als ob in manchen Fällen abändernde Einflüsse schon vom Kernapparat ausgehen können. Denn die Art, in welcher dieselben Eier auf verschiedene Spermatozoen und umgekehrt dieselben Spermatozoen auf verschiedene Eier reagieren, lässt sich nur so erklären, dass die sexuelle Abstimmung der Geschlechtskerne eine verschiedene ist. In den meisten Fällen werden aber wohl die abändernden Einflüsse durch das Protoplasma vermittelt werden, oder wenigstens unter Mitwirkung desselben zustande kommen vermöge einer Wechselwirkung beider Zellbestandteile. Es handelt sich hier um trophische Einflüsse, über deren Natur wir wenig wissen. In dieser Hinsicht nenne ich die Veränderung, welche der Geschlechtsapparat der Krabben durch parasitische Kastration erfährt. Während hier die Rückbildung des Hodens zur Ausbildung von Eiern führt, wird beim Wurm *Ophryotrocha puerilis* durch Entfernung des hinteren Endes vermöge der durch dieselbe ausgelösten Regenerationsvorgänge das Umgekehrte bewirkt. Es schwinden die Eier und es werden Spermatozoen erzeugt. Zweifellos sind es ebenfalls trophische Einflüsse, welche bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren die Rückkehr zur Sexualität und dadurch zur Bildung von Männchen veranlassen. Durch fortdauernde parthenogenetische Fortpflanzung erfährt die gesamte Konstitution der Tiere eine Veränderung, welche von Generation zu Generation anwächst und auch in der Beschaffenheit der Eier zum Ausdruck kommt. Papanikolau hat auf meine Veranlassung hin diese Veränderungen nach den verschiedensten Richtungen bei Daphniden untersucht und eine von Generation zu Generation immer mehr sich aussprechende Abnahme der Wachstumsenergie, Abnahme der Größe der Eier, Zunahme der Größe der somatischen Zellen, feststellen können. v. Scharfenberg und er haben dann ähnliche Veränderungen innerhalb einer und derselben Generation bei den später erfolgenden Eiablagen, also mit zunehmendem Alter des Weibchens nachgewiesen. Bei *Moina rectirostris* erhalten die an den Eiern sich abspielenden Veränderungen einen sichtbaren Ausdruck, indem die anfangs violetten Eier allmählich sich blau und schließlich schmutzigblau verfärben. In gleicher Weise werden auch die überreifen Eier der Amphibien infolge der Überreife eine Veränderung erfahren, welche auf die Konstitution des Kerns Einfluss gewinnt.

Um die zur Veränderung der Sexualität führenden konstitutionellen Veränderungen zu erklären, hat Woltereck ein kompliziertes Hypothesengebäude aufgerichtet, in welchem er von Fermenten spricht, welche die Bildung des einen Geschlechts begünstigen, die des anderen Geschlechts benachteiligen sollen (Antifermente).

Der Bildung derselben sollen Profermente vorausgehen, welche selbst noch nicht fähig sind, Veränderungen in der Sexualität hervorzurufen. Mir will es scheinen, dass mit der Woltereck'schen Hypothese nicht viel gewonnen wird, da sie wohl schwerlich geprüft werden können, auch wohl kaum der Ausgangspunkt neuer Untersuchungen werden können.

Da sich bei Amphibien eine ähnliche Veränderlichkeit des Sexualitätsverhältnisses wie bei Daphniden und Aphiden ergeben hatte, da ferner bei diesen sich zyklisch fortpflanzenden Tieren ein Einfluss der äußeren Existenzbedingungen außer Zweifel gestellt worden war, lag die Frage nahe, ob auch bei Amphibien äußere Einflüsse Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung gewinnen können. Ich habe früher schon diese Frage erwogen (1905) und seinerzeit sehr unvollkommene und daher auch wenig beweiskräftige Untersuchungen über den Einfluss von Kälte mitgeteilt; damals kam ich zu dem Resultat, dass Kälte die Bildung von Männchen begünstigt. Ich habe im Sommer 1910 diese Versuche wieder aufgenommen und auf Grund der inzwischen gemachten Erfahrungen in der Kultur der Frösche viel größere Sicherheit der Resultate erzielt. Ich kultivierte die eine Hälfte des befruchteten Eimaterials eines und desselben Pärchens bei 30° C., die andere Hälfte bei 15°. Die bei 30° gezüchteten Larven entwickelten sich ganz ausgezeichnet mit einer minimalen Sterblichkeit. Am 26. Mai war die Befruchtung vorgenommen worden. Am 20. Juni begann die Metamorphose und war am 29. Juni beendet. Alle Eier zeigten somit eine sehr gleichmäßige Entwickelung. Anders verhielt sich das Kältematerial. Es stellte sich heraus, dass die Temperatur zu niedrig gewählt war, um eine gleichförmige Entwickelung zu ermöglichen. Ungefähr hundert Eier schlüpften nicht aus. Einige wenige Eier lieferten Larven mit merkwürdigen Bildungshemmungen: Mangel der Augen, seltener auch völligem Mangel des Herzens. Gleich von Anfang herrschte trotz sorgfältigster Pflege große Sterblichkeit. Da auch die am Leben gebliebenen Tiere zum Teil anfingen zu verkümmern, sah ich mich genötigt, die Temperatur auf 16—18° heraufzusetzen. Trotzdem erhielt ich die ersten spärlichen Metamorphosen erst im Oktober; die letzten Tiere metamorphosierten sogar erst im März 1911, zu welcher Zeit auch die letzten noch zweibeinigen Larven abstarben. Die Kultur hat einiges Interess für die Selektionslehre, indem sie lehrt, wie in einem Material, welches unter normalen Kulturbedingungen einen durchaus einheitlichen Charakter besitzt, unter abnormen Bedingungen ganz außerordentliche Verschiedenheiten auftreten.

Über die Geschlechtsverhältnisse kann ich noch keine ausführlichere Darstellung geben, weil meine Untersuchungen noch nicht vollkommen abgeschlossen sind. Doch kann ich es jetzt schon als das Resultat der Kultur bezeichnen, dass die Geschlechtsorgane

durch Temperaturveränderungen hochgradig beeinflusst werden und zwar in zweierlei Weise. 1. Die Ausbildung der Geschlechtsorgane erfährt durch Erniedrigung der Temperatur eine erhebliche Verlangsamung. Während in der Wärmekultur die Unterschiede männlicher und weiblicher Gonaden schon vor der Metamorphose durchgängig scharf ausgeprägt waren, stieß die Unterscheidung bei den Individuen der Kältekultur auch nach Ablauf der Metamorphose auf Schwierigkeiten. 2. Die Kältekultur zeichnete sich durch ein starkes Überwiegen der Männchen aus. Die Zählung ergab 260 ♂ auf 85 ♀, während in der Wärmekultur das Verhältnis 344 ♂ auf 319 ♀ betrug[11]). Die große Sterblichkeit der Kältekultur auf frühen Stadien, auf denen die Bestimmung des Geschlechts noch nicht möglich war, lässt freilich auch hier wieder den Einwurf zu, dass die geringe Zahl der weiblichen Tiere durch ein stärkeres Absterben der Weibchen bedingt worden sei. Dem widersprechen jedoch die Befunde, welche durch genauere Untersuchung der Geschlechtsdrüsen gewonnen wurden. Letztere zeigten in außergewöhnlicher Häufigkeit die Übergänge von Ovarien zu Hoden. Die betreffenden Stadien fielen mir durch ihre starke Pigmentierung auf, die ihren Sitz nicht im peritonealen Überzug hatte, sondern das ganze Grundgewebe des Organs durchsetzte. Dieselbe Pigmentierung fand ich dann auch in einem Teil der Hoden wieder, was mich zu der Vermutung führte, dass die Umwandlung der Ovarialanlage zu Hoden mit starker Pigmententwickelung einhergeht. Die histologische Untersuchung der pigmentierten Geschlechtsdrüsen lieferte weitere Beweise. Auf Schnitten konnte man erkennen, dass die epitheliale Auskleidung der für die Ovarialanlage so charakteristischen Hohlräume (Genitalstränge) in starker Wucherung begriffen war und die Hohlräume mehr und mehr, bei den typischen Hoden sogar vollständig ausfüllte. Schon Kuschakewitsch hat, indem er eine ganz in Vergessenheit geratene Angabe Wittich's wieder zu Ehren brachte, gezeigt, dass die starke Wucherung des die Genitalstränge darstellenden Zellenmaterials ein charakteristisches Merkmal für die Hodenentwickelung sei. Kuschakewitsch gibt ferner an, dass aus den in Wucherung geratenen Genitalsträngen auch die männlichen Geschlechtszellen hervorgehen. Bei meinem Material war letzteres nicht der Fall. Nach meinen Untersuchungen entstehen die männlichen Geschlechtszellen nach Analogie mit den weiblichen

11) Beim Öffnen des Weibchens hatte sich herausgestellt, dass der rechte Uterus zum größten Teil entleert, der linke dagegen prall gefüllt war. Ich kultivierte den Inhalt beider Uteri getrennt, um zu prüfen, ob zwischen den Eiern der linken und rechten Seite Unterschiede im Sexualverhältnis nachweisbar seien. Aus dem linken Uterus erhielt ich 272 ♂ : 263 ♀, aus dem rechten 72 ♂ : 56 ♀. Es stellte sich somit ein geringer Unterschied heraus, der aber sicher keine prinzipielle Bedeutung hat.

aus den oberflächlichen Schichten der Geschlechtsdrüse; erst sekundär durchwachsen sich beide Gewebsformen, Hodengewebe und Gewebe der Genitalstränge.

Die mitgeteilten Untersuchungen sprechen dafür, dass die relativ große Zahl männlicher Tiere zum Teil dadurch verursacht ist, dass Individuen, welche unter normalen Verhältnissen sich zu Weibchen entwickelt haben würden, unter dem Einfluss der Kältewirkung zu Männchen geworden sind. Es handelt sich somit um eine metagame durch Kälte vermittelte Geschlechtsbestimmung.

Die Batrachier sind in früheren Zeiten sehr häufig als Untersuchungsobjekte benutzt worden, um den Einfluss äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung zu studieren. Ich erinnere hier nur an die Untersuchungen Pflüger's, Born's, Cuénot's u. a. (vgl. hierüber die vortreffliche Zusammenstellung Cuénot's). Benutzt wurde Verschiedenartigkeit der Ernährung wie Hunger und reichliche Fütterung, vegetabilische und animale Kost. Indessen alle Angaben, dass eine Geschlechtsbestimmung möglich sei, haben sich nicht bewahrheitet, so dass in der Neuzeit das Untersuchungsobjekt fast ganz in Vergessenheit geraten ist. Während des letzten Jahrzehnts hat sich, soweit ich die Literatur über den Gegenstand kenne, nur Fräulein Helen King mit der Einwirkung äußerer Faktoren beschäftigt. Ihre Experimente sind jedoch weder mit den meinen noch mit den Experimenten der oben genannten Autoren vergleichbar. Während diese den Einfluss der äußeren Faktoren nach der Befruchtung einsetzen ließen (metagame Bewirkung), hat sich Helen King die Frage vorgelegt, ob das Geschlechtsverhältnis durch äußere Einflüsse, welche während der Befruchtung ausgeübt werden, abgeändert werden könne (syngame Bewirkung). Als Objekt der Untersuchung benutzte sie die nordamerikanische Kröte, *Bufo lentiginosus*. Fräulein King hat dabei auch Temperatureinflüsse verwandt; sie ist geneigt, denselben als solchen keine Bedeutung beizumessen. Abweichungen von der Norm, welche in einer ziemlich unregelmäßigen Weise durch Befruchtungen bei hoher und niederer Temperatur erzielt wurden, bei hoher zugunsten des weiblichen Geschlechts, bei niederer zugunsten des männlichen, sollen auf einen indirekten Einfluss zurückzuführen sein; es sei z. B. möglich, dass durch hohe Temperatur die Männchen erzeugenden, durch niedere die Weibchen erzeugenden Spermatozoen geschädigt würden. Größere Bedeutung misst Helen King ihren Versuchen mit Chemikalien bei. Sie befruchtete Eier in schwach säurehaltigem und schwach alkalischem Wasser. Bei Anwendung von Säuren (0,0025—0.01 % Essigsäure, 0,01 % Salzsäure) und einer Einwirkungsdauer von 30 Minuten ergab sich eine erhebliche Zunahme der Männchen. Wenn ich die Resultate von sechs verschiedenen Versuchen addiere, so rechne ich ein Sexualitätsverhältnis 249 ♂ : 144 ♀ aus. Die Ex-

perimente mit alkalischen Lösungen ergaben keine erheblichen Abweichungen von der Sexualitätsnorm; desgleichen wurden die Resultate nicht verändert, wenn man die chemischen Einwirkungen bei verschiedenen Temperaturen (11°, 20°, 28° C.) ablaufen ließ. Bei allen Versuchen herrschte ein hohes Maß von Sterblichkeit, so dass auch bei der Beurteilung der Säurekulturen zunächst noch Vorsicht geboten ist. Die Verfasserin glaubt nun, dass es nicht die Säurewirkung als solche ist, welche das normale Sexualitätsverhältnis verändert, sondern die durch sie bedingte reichere Flüssigkeitsaufnahme der zur Besamung benutzten Eier. Da der Effekt der Säurekulturen ein ähnlicher war wie bei meinen Überreifeexperimenten, sucht sie auch diese dadurch zu erklären, dass die Eier beim Verweilen im Uterus Flüssigkeit aufgenommen hätten und dadurch wasserreicher geworden wären. Sie findet eine Stütze für diese Deutung in dem entgegengesetzten Verhalten von Eiern, welche zur Zeit der Befruchtung im Vergleich zu normalen Zuständen flüssigkeitsärmer geworden waren. Herabsetzung des Wassergehalts der Eier erzielte Helen King, indem sie einerseits die Kröten zwang, ihre Eier außerhalb des Wassers abzulegen, andererseits, indem sie künstliche Befruchtung außerhalb des Wassers oder unter Benutzung hypertonischer Lösungen (2,5% Salz- und 2,5% Zuckerlösung bei einer Einwirkungsdauer von 10 Minuten) durchführte. Bei Trockenbefruchtung war das Sexualitätsverhältnis 66 ♂ : 121 ♀, bei Befruchtung in hypertonischen Lösungen war es sogar 64 ♂ : 157 ♀; es war der Prozentsatz der Weibchen somit ein unverhältnismäßig hoher. Freilich ist auch bei diesen Versuchen zu beachten, dass die Sterblichkeit der Kulturen eine sehr große war und dass außerdem sehr viele Eier sich überhaupt nicht entwickelten oder wenigstens keinen Embryo lieferten. Immerhin sind die besprochenen Resultate sehr beachtenswert, besonders mit Rücksicht auf die Gegensätzlichkeit der beiden Versuchsreihen, dass bei den Experimenten mit Säuren die Zahl der Männchen, bei den Experimenten mit hypertonischen Lösungen die Zahl der Weibchen eine Steigerung erfahren hatte und zwar nicht nur, wenn man für alle Experimente einer Serie, wie ich es oben getan habe, das Mittel zieht, sondern in jedem einzelnen Experiment. Hieraus scheint mir Helen King mit Recht zu schließen, dass die Abweichungen, vom normalen Sexualitätsverhältnis nicht durch gesteigerte Sterblichkeit des einen oder anderen Geschlechts, sondern durch experimentell verursachte Veränderungen in der Beschaffenheit der Eizellen bedingt sind. Was nun diese Veränderungen anlangt, so liegt in den vorliegenden Fällen, wie bei meinen Überreifeexperimenten, die Annahme nahe, dass der Ablauf der Reifeteilungen eine Modifikation erfahren hat, welche das Sexualitätsverhältnis beeinflusste.

V. Über Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen.

Im Anschluss an die beim Tierreich gemachten Befunde mögen noch einige Worte über die entsprechenden Untersuchungen der Botaniker Platz finden. Ich werde mich hierbei kurz fassen, einmal weil die einschlägige Literatur mir schwieriger zugänglich ist, zweitens weil Strasburger in mehreren Veröffentlichungen eine kritische Darstellung der botanischen Arbeiten gegeben hat, in welche er viele eigene Untersuchungen eingeflochten hat. Mir liegt es nur daran zu zeigen, dass sich zwischen Tierreich und Pflanzenreich zahlreiche Vergleichspunkte ergeben.

Bei den Pflanzen spielt der haploide Zustand der Kerne eine viel bedeutsamere Rolle als bei den Tieren, indem er nicht auf die heranreifenden Geschlechtszellen beschränkt ist, sondern einer ganzen Zellgeneration zukommt, nämlich derjenigen, welche mit der Bildung der Geschlechtszellen ihren Abschluss findet. Diese haploide Zellgeneration ist der Gametophyt; sie steht im Generationswechsel mit einer diploiden Zellgeneration, dem Sporophyt. Aus den befruchteten Eiern des Gametophyten — die auch hier vorkommenden Fälle von Parthenogenesis lasse ich unberücksichtigt — entsteht der Sporophyt. Dieser erzeugt einzellige Sporen, aus denen ohne Befruchtung der haploide Gametophyt hervorkeimt. Der Übergang des diploiden Zustands in den haploiden wird überall durch zwei den Reifeteilungen der Tiere vergleichbare Teilungen herbeigeführt, indem die Sporen aus zweimaliger Teilung einer Sporenmutterzelle hervorgehen.

Am klarsten liegen die Verhältnisse bei den Farnen. Der Farnwedel ist der Sporophyt; er erzeugt auf seiner Unterseite Sporangien, in ihnen Sporenmutterzellen, von denen eine jede 4 Sporen liefert. Aus Keimung der Sporen entsteht der Gametophyt, das Prothallium, welches in Antheridien die Spermatozoide, in Archegonien die Eizellen (jedesmal eine) zur Entwickelung bringt. Je nach den einzelnen Arten sind die Prothallien hermaphrodit (monözisch) oder getrenntgeschlechtlich (diözisch), so dass man männliche und weibliche Prothallien unterscheiden kann. Denselben Entwickelungsgang besitzen sämtliche Pteridophyten, außer den Farnen noch die Equisetaceen und Lycopodiaceen.

Bei den Phanerogamen ist der Gametophyt rudimentär geworden und hat seine Selbständigkeit verloren. Die phanerogame Pflanze mit ihren Blüten ist der Sporophyt; sie erzeugt an ihren weiblichen Blättern (Fruchtblättern oder Makrosporophyllen) die Makrosporen (Embryosack), in denen dauernd der weibliche dem Prothallium entsprechende Gametophyt, das Endosperm mit der Eizelle eingeschlossen liegt. In analoger Weise entstehen an den männlichen Blättern (Staubblättern oder Mikrosporophyllen) die Mikro-

sporen oder Pollenkörner, welche bei ihrer Keimung das männliche Prothallium, den die Samenzellen enthaltenden Pollenschlauch liefern.

Im Gegensatz zu den Phanerogamen ist bei den Moosen der Sporophyt rudimentär und zu einer unansehnlichen Zellmasse geworden, welche in dem Gametophyt, der eigentlichen Moospflanze, eingeschlossen liegt. Dies geschieht dadurch, dass die Eizelle noch innerhalb des Archegoniums befruchtet wird und sich zum diploiden Sporophyten entwickelt. Dieser, als Sporogon oder Mooskapsel bezeichnet, erzeugt in seinem Innern die Sporenmutterzellen, von denen eine jede sich unter Reduktion der Chromosomenzahl in 4 Sporen teilt. Die keimenden Sporen liefern wieder die Moospflanzen.

Vergleichen wir nun die zur geschlechtlichen Differenzierung führenden Vorgänge bei den Pflanzen mit den besprochenen Vorgängen im Tierreich, so liegen, soweit ich die Literatur kenne, in der Botanik keine Nachweise von Heterochromosomen vor. Wohl aber ist durch experimentelle Untersuchungen für bestimmte Fälle erwiesen, dass auch bei den Pflanzen die geschlechtliche Differenzierung mit der Reduktionsteilung verbunden sein kann. Das Gesagte gilt für die diözischen Moose. Blakeslee stellte fest, dass bei *Marchantia polymorpha* aus denselben Sporangien Sporen hervorgehen, welche zum Teil männliche, zum anderen Teil weibliche Gametophyten liefern. Für *Sphaerocarpus terrestris* und *californicus* wies Strasburger nach, dass von den 4 Sporen, welche bei den Reifeteilungen aus einer Sporenmutterzelle hervorgehen, jedesmal 2 männlichen, 2 weiblichen Geschlechts sind, ähnlich wie aus einer Spermatocyte I. Ordnung 2 x-Spermatozoen und 2 y-Spermatozoen hervorgehen.

Eine weitere Bestätigung des Satzes, dass die Geschlechtsdifferenzierung bei vielen Moosen mit der Reduktionsteilung und der dadurch bedingten Umwandlung des diploiden Kerns in den haploiden in vielen Fällen zusammenhängt, ergeben die experimentellen Untersuchungen von Élie und Émil Marchal über das Laubmoos *Bryum caespiticium*. Dasselbe ist unter normalen Verhältnissen getrenntgeschlechtlich. Man kann aber eine hermaphrodite Pflanze erzielen, wenn man aus dem Zellmaterial des Sporophyten direkt auf vegetativem Wege, unter Ausschaltung der Sporen, ein Moospflänzchen züchtet. Dieses ist ein Gametophyt, welcher nicht aus Sporen hervorgegangen ist, daher auch keine Reduktion der Chromosomen erfahren hat und diploid geblieben ist. Während also die haploiden Sporen getrenntgeschlechtliche Pflanzen erzeugen, liefert diploid gebliebenes Zellmaterial einen Hermaphroditen.

Es ist nun aber keineswegs notwendig, dass die geschlechtliche Differenzierung bei den Pflanzen mit dem Übergang des diploiden Zustands in den haploiden ursächlich verknüpft ist; vielmehr kann

dieselbe, wenn wir vom Zeitpunkt der Sporenbildung ausgehen, in manchen Fällen früher, in anderen Fällen später eintreten. Verspätete Differenzierung des Geschlechts liegt vor, wenn die aus Sporen hervorgegangenen Gametophyten hermaphrodit sind. Dies findet sich bei vielen anderen Moosen und zahlreichen Prothallien der Farne. In derartigen Fällen ist es schon geglückt, durch äußere Einwirkungen das Geschlecht zu bestimmen. Infolge ungünstiger Ernährung, wie sie durch dichte Aussaat oder stickstofffreie Nahrung erzielt wird, bilden nach Prandtl die Prothallien von *Osmunda regalis* und *Ceratopteris thalictroides* nur männliche Organe (Antheridien); verbessert man die Nährverhältnisse, so können noch nachträglich die weiblichen Archegonien erzeugt werden, es können sich sogar rein weibliche Pflanzen bilden. Ähnliches gilt für die Prothallien von anderen Farnen und von Equiseten (Klebs, Schacht, Milde, Duval Jone, Bauke, Buchtien, Noll).

Rückverlegung der Geschlechtsdifferenzierung auf frühere Stadien ist charakteristisch für die heterosporen Farren. Bei diesen entstehen, wenn auch am gleichen Blatt, dem Sporophyll, Sporangien, welche nur Makrosporen, und andere, welche nur Mikrosporen erzeugen. Ähnlich den Aphiden ist hier somit über das Geschlecht schon vor der Reifeteilung entschieden. Ebenso liegen die Verhältnisse bei den monözischen Phanerogamen, nur daß hier die Geschlechtsdifferenzierung abermals einen Schritt zurück gerückt ist, indem schon die Sporophylle geschlechtlich unterschieden sind in die Staubblätter und Fruchtblätter. Das Ende dieser durch frühzeitigere sexuelle Differenzierung ausgezeichneten Reihe bilden die diözischen Pflanzen, bei denen ein Teil der Sporophyten männlich, ein anderer Teil weiblich geworden ist.

Wir haben somit folgende Sexualitätszustände bei den Pflanzen:

1. Durch die Befruchtung wird die Anlage für eine getrenntgeschlechtliche diözische Pflanze festgelegt; die Getrenntgeschlechtlichkeit beherrscht das ganze Pflanzenleben, den Sporophyten und den rudimentären Gametophyten.

2. Durch die Befruchtung wird ein hermaphroditer Organismus gebildet, dessen sexuelle Tendenzen auseinandergehen:

a) bei der Bildung der Sporophylle, welche männlich oder weiblich, Staubfäden oder Fruchtblätter sind, meist in einer Blüte vereint (Hermaphroditismus im engeren Sinne), öfters aber auch getrennt auf verschiedene Blüten (Monözie),

b) innerhalb der Sporophylle, indem ein jedes sowohl männliche wie weibliche Sporangien erzeugt,

c) bei der Reifung der Sporen, indem die Sporenmutterzellen sich in 2 männliche und 2 weibliche Sporen teilen,

d) innerhalb des Gametophyten, indem die Prothallien noch hermaphrodit sind.

Wir haben somit eine viel größere Mannigfaltigkeit in der Abstufung der sexuellen Differenzierung vor uns, als es bei den Tieren der Fall ist[12]), eine Mannigfaltigkeit, welche noch durch das Vorkommen andromonözischer und androdiözischer, gynomonözischer und gynodiözischer Pflanzen gesteigert wird. Bei den ersten beiden Arten erfährt die männliche Tendenz hermaphroditer Formen eine Verstärkung, indem neben hermaphroditen Blüten rein männliche vorkommen; dieselben können mit den hermaphroditen Blüten auf derselben Pflanze sitzen (andromonözisch) oder sie sind auf besondere Pflanzen verteilt (androdiözisch), so dass neben rein männlichen noch hermaphrodite Pflanzen existieren. In entsprechender Weise kann die weibliche Tendenz durch gynomonözische und gynodiözische Formen verstärkt sein. Es ergeben sich daher bei den Pflanzen manche Möglichkeiten experimenteller Untersuchungen, wie sie bei Tieren nicht gegeben sind, auf die ich daher hier eingehe, weil sie die Erfahrungen an Tieren in interessanter Weise ergänzen.

Eine derartige, die Erfahrungen an Tieren ergänzende Erweiterung unserer Kenntnisse ist die durch Blakeslee, Strasburger und E. u. E. Maréchal experimentell erwiesene Heterosporie der Sporoblasten diözischer Moose, von der schon oben die Rede war; dieselbe hat auf den ersten Blick große Ähnlichkeit mit der durch mikroskopische Befunde festgestellten Heterogametie der Samenzellen der Insekten, ist ihr aber gleichwohl nicht vergleichbar. Denn bei den Moosen führt die differenzierende Teilung zur Unterscheidung von männlichen und weiblichen Pflanzen; sie entspricht in dieser Hinsicht den Geschlechtsteilungen der Vorticellen. Die Geschlechtszellen selbst, die Eier und Samenzellen, sind untereinander gleich. Anders bei den Tieren, bei denen sich die zur Bildung von Männchen und Weibchen führende Differenzierung zwischen Geschlechtszellen desselben Geschlechts abspielt, bei denen es Männchen und Weibchen erzeugende Spermatozoen, vielleicht auch Männchen und Weibchen erzeugende Eier gibt. Die Ähnlichkeit der beiderlei Befunde erscheint somit auf den ersten Blick größer als es tatsächlich der Fall ist. Gleichwohl glaube ich nicht, dass es sich nur um oberflächliche Analogien handelt, sondern dass man Ursache hat, einen

12) Es gibt ja auch im Tierreich Abstufungen der Sexualität. Es können in einer und derselben Drüse (Zwitterdrüse) männliche und weibliche Geschlechtszellen erzeugt werden, es können dieselben aber auch auf verschiedene Drüsen, oder sogar verschiedene Körpersegmente verteilt sein. Etwas der Androdiözie und Gynodiözie Vergleichbares ergeben manche Fische, bei denen in wechselndem Prozentsatz neben hermaphroditen Tieren Männchen und Weibchen gebildet werden (Arten der Gattung *Serranus*) oder nur Männchen (manche Cirripedien). Leider sind diese Formen für experimentelle Untersuchungen nicht geeignet. Auch könnten die Versuche nur am Meer ausgeführt werden, da alle betreffenden Formen Meeresbewohner sind.

genetischen Zusammenhang anzunehmen zwischen der Reduktionsteilung, welche zur Differenzierung männlicher und weiblicher Sporen führt (Moose) und der Reduktionsteilung, welche Männchen und Weibchen erzeugende Spermatozoen resp. Eier sondert. Wie man sich diesen Zusammenhang vorstellen kann, lehren uns die heterosporen Farren, bei denen ein Unterschied zwischen Makrosporen und Mikrosporen eingetreten ist. Hier vollziehen sich die Reduktionsteilungen zwischen Zellen, bei denen über das unmittelbar aus ihnen hervorgehende Geschlecht schon entschieden ist. Sollte die Reduktionsteilung ihren geschlechtlich differenzierenden Charakter dann weiterhin beibehalten, so würde der Effekt sich nicht auf den Gametophyten beschränken, sondern auch an den von ihm erzeugten Geschlechtszellen und an dem von ihm abstammenden Sporophyten zum Austrag kommen. Denn es würden zweierlei Mikrosporen (eventuell auch zweierlei Makrosporen) gebildet werden und demgemäß auch zweierlei männliche (eventuell auch zweierlei weibliche) Gametophyten. Die einen männlichen Gametophyten würden Weibchen erzeugende, die anderen Männchen erzeugende Samenzellen liefern. (Das Gleiche könnte aber auch für die weiblichen Gametophyten eintreten.) Solche Verhältnisse finden wir wahrscheinlich nur bei diözischen Pflanzen vor, welche daher auch allein mit den Verhältnissen bei Tieren eine genauere Vergleichung gestatten. Wollen wir botanische Ergebnisse benutzen, um das Sexualitätsproblem vielzelliger Tiere aufzuklären, so kommen für uns nur die Forschungen, welche sich mit diözischen Pflanzen befassen, in Betracht.

Indem ich mich zur Besprechung derselben wende, beginne ich mit der von Strasburger ausführlich erörterten Erscheinung, dass die weibliche Blüte von *Melandryum album* und *M. dioica* durch den Pilz *Ustilago violacea* umgestaltet wird. Durch die Wucherung des genannten Pilzes wird es herbeigeführt, dass die Karpelle, die weiblichen Organe, rückgebildet werden, während die normalerweise nur als minimale Knöpfchen angelegten Staubfäden zu vollkommener Entwickelung gelangen und sogar anfangen, die Anlagen des Gametophyten zu bilden. Nur kommt der Prozess im besten Falle bis zur Bildung der Pollenmutterzellen, da ihre weitere Entwickelung durch den eindringenden und die Anlagen vernichtenden Pilz verhindert wird. Strasburger hat versucht, durch künstliche Beeinflussung eine ähnliche Umstimmung des Geschlechts herbeizuführen, wie es dem Pilz gelingt. Diese Versuche scheiterten, wie die vielen anderen Versuche, welche darauf ausgingen, einen geschlechtsbestimmenden Einfluss auf die diploide Generation der Pflanze den Sporophyten auszuüben. Offenbar gelingt es dem Parasiten, intensivere Umgestaltungen der innerhalb der Pflanze gegebenen Ernährungsbedingungen herbeizuführen, als es dem Experimentator möglich ist.

Eine Geschlechtsumstimmung ganz ähnlicher Art, wie sie bei *Melandryum* durch den Pilz *Ustilago* verursacht wird, kommt auch bei Tieren vor. Ich erinnere daran, dass künstlich kastrierte weibliche Ophryotrochen männliche Geschlechtsorgane regenerieren, dass sogar ohne äußere Bewirkung manche Froschlarven mit schwacher Ovarialanlage diese rückbilden und dafür einen männlichen Geschlechtsapparat entwickeln. Die größte Ähnlichkeit besteht aber, worauf schon Giard hingewiesen hat, mit der früher schon besprochenen parasitischen Kastration der Krabben durch *Sacculina*, nur dass zwischen beiden Fällen Reziprozität besteht; während bei *Melandryum* das weibliche Geschlecht zugunsten des männlichen unterdrückt wird, ist bei den Krabben das Gegenteil der Fall; hier schwindet der Hoden und an seiner Stelle entwickeln sich Eier.

Schon früher bei Besprechung der Geschlechtsumstimmung bei Krabben habe ich auseinandergesetzt, dass man solche Umstimmungen verschieden erklären kann. Das damals Gesagte gilt auch für den vorliegenden Fall. Ich kann daher auf das früher Gesagte verweisen[13]).

Strasburger hat ferner, im Anschluss an die Anschauungen Thury's, Versuche angestellt, das Geschlecht diözischer Pflanzen zu beeinflussen, indem er Überreife der Eier einleitete. Auch mit diesen Versuchen sowie mit Versuchen über den Reifezustand der Pollenkörner hat er keinen Erfolg gehabt. Dieses Misslingen ist zunächst auffällig, wenn man damit die von mir bei Fröschen erzielten Resultate vergleicht. Indessen die Bedingungen des Experimentierens sind in beiden Fällen verschiedene gewesen. Bei Fröschen treten die Reifeteilungen, wie wir gesehen haben, erst nach der Entleerung der Eier aus dem Uterus ein. Verspätete Befruchtung kann somit die Richtungskörperbildung beeinflussen. Bei den Pflanzen verläuft die Reifeteilung unabhängig von der Befruchtung und

13) Bei *Melandryum* kommt noch eine andere Art der Geschlechtsumstimmung vor, über welche Shull zahlreiche Züchtungsexperimente angestellt hat. Die Melandryen sind in der Regel getrenntgeschlechtlich. Gelegentlich kommt es aber vor, dass unter männlichen und weiblichen Pflanzen einzelne Hermaphroditen auftreten. Pflanzt man derartige Zwitter durch Selbstbefruchtung fort, so besteht die Nachkommenschaft aus Weibchen und Zwittern. Befruchtet man eine weibliche Pflanze mit dem Pollen eines Zwitters, so erhält man das gleiche Resultat. Befruchtet man die weiblichen Anlagen einer weiblichen Pflanze oder eines Zwitters mit dem Pollen einer rein männlichen Pflanze, so entstehen weibliche und männliche Pflanzen. Gelegentlich kommen Abweichungen von dieser Regel insofern vor, als unter den Zwittern einige wenige reine Männchen, oder unter den Männchen einige wenige Zwitter auftreten. Shull deutet daher die Zwitter als modifizierte Männchen, im Gegensatz zu Strasburger, welcher die Fähigkeit, männliche Geschlechtsorgane zu bilden, als eine latente Eigenschaft des weiblichen Geschlechts auffasst, welche gelegentlich, wie es die Erfahrungen über den Parasitismus von *Ustilago* lehren, zur Geltung gelangt. Diese Erklärung Strasburger's stimmt im Prinzip mit der von Smith gegebenen Deutung der Krabbenbefunde überein.

längere Zeit vor der Befruchtung; sie wird daher durch Überreife nicht beeinflusst. Man könnte in dem verschiedenen Verhalten gereifter und ungereifter Eier, wenn dasselbe sich weiterhin bestätigen sollte, einen abermaligen Beweis für die Ansicht erblicken, dass die Überreife geschlechtsbestimmend wirkt, indem sie auf die Richtungskörperbildung einen modifizierenden Einfluss ausübt, eine Frage, die auch durch Experimente an geeigneten Tieren entschieden werden könnte.

Unter allen das Sexualitätsproblem betreffenden botanischen Arbeiten haben in der Neuzeit am meisten Aufsehen erregt die besonders von Correns angestellten Versuche, durch methodische Kreuzungen geeigneter Pflanzen weitere Klarheit zu gewinnen. Es handelt sich hierbei um zwei Versuchsreihen.

1. Kreuzung hermaphroditer mit getrenntgeschlechtlichen Arten. Als Correns die Eier der getrenntgeschlechtlichen *Bryonia dioica* mit Samen der hermaphroditen (monözischen) *Br. alba* befruchtete, erhielt er nur Weibchen, jedoch mit der Besonderheit, dass bei einigen Pflanzen am Hauptspross zunächst einige männliche Blüten entstanden, die aber bald verdorrten. Als er nun weiter Eier von *Br. alba* mit Samen von *Br. dioica* befruchtete, erhielt er 50% Männchen und 50% Weibchen. Das gleiche Resultat ergab sich, wie nicht anders zu erwarten war, wenn er *Br. dioica* ♀ mit *Br. dioica* ♂ befruchtete. Immerhin war zwischen Versuch 2 und 3 ein gewisser Unterschied vorhanden, indem die weiblichen Bastardpflanzen zum Teil wenigstens ähnlich wie manche weibliche Bastarde des Versuchs I zunächst einige verdorrende männliche Blütenstände erzeugten.

Die mitgeteilten Ergebnisse sind viel kommentiert worden. Ich erwähne nur die Deutung, welche Correns selbst seinen Versuchen gegeben hat; er nimmt an, dass die Eizellen von *Br. dioica* ausschließlich weiblich determiniert seien, die Samenzellen zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich, dass ferner Männlichkeit über Weiblichkeit dominiere. Diese Erklärung würde eine Analogie zu den Sexualverhältnissen der Wanzen und anderer Insekten liefern und das Sexualverhältnis von *Br. dioica* 50 ♂ : 50 ♀ erklären, sowie auch die Kreuzung *Br. alba* ♀ mit *Br. dioica* ♂, welche ja dasselbe Verhältnis ergibt. Schwierigkeiten entstehen nur, wenn man begründen will, warum *Br. dioica* ♀ und *Br. alba* ♂ ausschließlich Weibchen liefert. Correns erklärt dies durch die Annahme, dass Diözie über Monözie dominiert, die weibliche Potenz von *Br. dioica* ♀ daher die hermaphrodite Potenz von *Br. alba* nicht aufkommen lässt. Dass die Diözie indessen nicht vollkommen die Tendenz zur Monözie unterdrückt, offenbart sich darin, dass ein nicht unbeträchtlicher Teil der Bastardweibchen, mag bei ihrer Bildung das *Bryonia*-♂ oder ♀ beteiligt sein, einen schwachen männlichen Einschlag besitzt.

Mir will es nun scheinen, als ob sowohl die Annahme „Diözie dominiert über Monözie“ als auch die Annahme einer Tendenz zu Hermaphroditismus resp. Monözie an Unklarheiten leide. Ich wenigstens kann mir dabei nichts Rechtes vorstellen.

Nun sind wir inzwischen durch die schönen Untersuchungen von Boveri und Schleip über das Wesen des Hermaphroditismus bei Tieren unterrichtet. Ihnen zufolge wäre ein Hermaphrodit ein Weibchen, dessen Chromosomenbestand männlich modifiziert werden kann und zwar durch Rückbildung des zweiten x, vielleicht auch nur durch Abminderung seiner Potenz. Man könnte dann den verschiedenen Charakter des x dadurch ausdrücken, dass man es unterstreicht, da, wo es seine normale Potenz besitzt (x̲), es dagegen einfach druckt, wenn es einen labilen Charakter hat. Fasst man alle übrigen Chromosomen als A zusammen, so würden die Formeln lauten:

1. für ein diözisches Weibchen . . . . . A + x̲ A + x̲
2. für ein diözisches Männchen . . . . . A + x̲ A + 0
3. für die weibliche Blüte eines Monözisten . A + x A + x
4. für die männliche Blüte eines Monözisten . A + x A + 0
5. für die gesamte monözische Pflanze . . . A + x A + x.

Ferner müsste man nach Analogie der bei Aphiden und Nematoden beobachteten Verhältnisse annehmen, dass die männlichen Geschlechtszellen A + 0 monözischer Pflanzen zugrunde gehen. Auf die *Bryonia*-Experimente angewandt würden dann die Formeln lauten:

1. *Br. alba* ♀ + *Br. alba* ♂ = A + x A + x = ♀
2. *Br. dioica* ♀ + *Br. alba* ♂ = A + x̲ A + x = ♀
3. *Br. alba* ♀ + *Br. dioica* ♂ = A + x A + x̲ = ♀
   A + x A + 0 = ♂
4. *Br. dioica* ♀ + *Br. dioica* ♂ = A + x̲ A + x̲ = ♀
   A + x̲ A + 0 = ♂.

Dass bei den Weibchen der Kategorie 2 und 3 gelegentlich männliche Blüten auftreten, würde sich aus dem labilen Charakter des einen nicht unterstrichenen x erklären.

Noch wichtiger als die so viel erörterten Kreuzungen monözischer und diözischer Arten scheinen mir die Resultate zu sein, welche Correns durch die Kreuzungen der verschiedenen Formen einer und derselben gynodiözischen Art erhielt. Ich beschränke mich hier auf die Angaben, welche sich auf *Plantago lanceolata* beziehen. Bei derselben gibt es rein weibliche und rein zwitterblütige Formen, dazwischen Formen, bei denen weibliche Blüten und Zwitterblüten in verschiedenem Prozentverhältnis vertreten sind. Befruchtete Correns die rein weiblichen Pflanzen mit Pollen von Zwitterpflanzen, so bestand der größte Teil der Nachkommenschaft aus rein weiblichen Pflanzen, wenigen oder gar keinen reinen Zwittern und intermediären gynomonözischen Formen, unter denen er drei Abstufungen unterschied: 1. überwiegend weiblich, 2. zwitterig und weiblich, 3. überwiegend zwitterig. Besaß die weibliche Pflanze eine wenn auch geringe Neigung zur Zwitterigkeit, indem sie gelegentlich auch Zwitterblüten mit rudimentären (kontabeszenten) Antheren entwickelte, so kam das in der Nachkommenschaft zur Geltung, indem

die Zahl der reinen Weibchen abnahm, die der Zwitter und intermediären Formen sich steigerte. Von besonderem Interesse war es, dass in diesen durch labile Sexualität ausgezeichneten Fällen auch Unterschiede in der Wirkungsweise des Pollens verschiedener Pflanzen zutage traten, indem bei Verwendung des Pollens der einen Pflanze eine stärkere Tendenz zur Zwitterbildung vorhanden war, als wenn man den Pollen einer anderen Pflanze benutzte. Wurde das Pollenmaterial zweier Pflanzen — wir wollen sie a und b nennen — auf drei verschiedene weibliche Pflanzen I, II und III angewandt, so traten die Unterschiede in der Wirkungsweise der beiden Pollensorten bei jeder Pflanze in gleichsinniger Weise auf, wenn auch keine vollkommene Proportionalität herrschte. Ich erläutere das Gesagte an einigen Beispielen.

♀	♂	Zwitter	Überwiegend Zwitter	Weiblich und Zwitter	Überwiegend weiblich	Rein weiblich
I	a	2,8 %	1,2 %	1,6 %	4,8 %	89,9 %
	b	0 %	0 %	1,2 %	1,8 %	97 %
II	a	7,7 %	1,8 %	10,1 %	6,5 %	73,8 %
	b	1,7 %	1,2 %	8 %	8 %	81,0 %
III	a	23,6 %	18,0 %	36,5 %	3,4 %	18,5 %
	b	1,5 %	3,8 %	12,2 %	23,7 %	58,8 %

Diese Untersuchungen Correns' liefern ein vollkommenes Gegenstück zu den Resultaten, welche ich durch Befruchtung indifferent abgestimmter Froscheier mit indifferent abgestimmtem Samen erhielt. Das Gemeinsame beider Versuchsreihen ist zunächst einmal die abgestufte Sexualität. Wie wir bei den Correns'schen Versuchen alle Übergänge zwischen typischen Zwittern und reinen Weibchen haben, so ergaben meine Froschkulturen alle Übergänge von typischen Männchen zu typischen Weibchen. Ein weiteres gemeinsames Merkmal beider Kulturen ist darin gegeben, dass sich ein geschlechtsbestimmender Einfluss sowohl seitens der männlichen als auch der weiblichen Geschlechtszellen nachweisen lässt. Überblickt man die Ergebnisse meiner Kulturen, so kann man den Einfluss verschiedener Spermatozoen auf die gleichen Eier erkennen, wenn man die einzelnen Positionen der horizontalen Reihen vergleicht, den Einfluss verschiedener Eier auf die gleichen Spermatozoen, wenn man in entsprechender Weise die vertikalen Reihen prüft. Um dies auch für die Correns'schen Versuche recht klar zu machen, habe ich seine Resultate in derselben Weise gruppiert wie meine an Fröschen gewonnenen, die senkrechte Anordnung nach den Männchen, die horizontale nach den Weibchen gewählt und

im Interesse der Übersichtlichkeit nur 3 Kategorien anstatt 5, wie es Correns tut, unterschieden: reine Zwitter = ☿, intermediäre Formen (Pflanzen mit weiblichen und mit Zwitterblüten) = J, reine Weibchen = ♀. Die die Eier liefernden Pflanzen bezeichne ich wie oben mit I, II und III, die Pollenpflanzen mit a und b.

	a			b		
I	2,8 ☿.	7,6 J.	89,9 ♀.	0 ☿.	3 J.	97 ♀.
II	7,7 ☿.	18,4 J.	73,8 ♀.	1,7 ☿.	17,2 J.	81,0 ♀.
III	23,6 ☿.	57,9 J.	18,5 ♀.	1,5 ☿.	39,7 J.	58,8 ♀.

Bei der hier durchgeführten Schreibweise der Tabelle sieht man sofort, dass der Same b eine viel stärkere Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses nach der weiblichen Seite bewirkt als wie a, dass in analoger Weise die weiblichen Zellen I stärker nach der weiblichen Seite verschieben als II, II wiederum stärker als III. Aber es existiert auch hier wieder wie bei meinen Froschexperimenten keine Proportionalität. Fassen wir, um dies zu beweisen, nur die Prozente der gezüchteten rein weiblichen Pflanzen ins Auge, so verhalten sich die Weibchen der Kulturen III, II und I mit Samen a wie 1 : 4 : 5, mit Samen b wie 1 : 1,2 : 1,38. Vergleichen wir umgekehrt die Serien a und b miteinander, so verhalten sich die Prozente der erzüchteten Weibchen in der Eireihe I wie 1 : 1,09, bei II wie 1 : 1,1, bei III wie 1 : 3,2.

Freilich ist das pflanzliche Material zur Erläuterung dieser höchst eigentümlichen Verhältnisse ungleich günstiger als das von mir benutzte Froschmaterial. Denn man kann das Mengenverhältnis der rein weiblichen, intermediären und rein zwitterigen Formen zahlenmäßig zum Ausdruck bringen, während man bei den Fröschen eine richtige Vorstellung nur gewinnt, wenn man das Material selbst durchmustert und eine lebhafte Vorstellung von den vielerlei Übergängen gewinnt, welche zwischen typischen Hoden und typischen Ovarien existieren. Auch muss beachtet werden, dass es schließlich bei den Fröschen doch noch zu einer Aufteilung des Materials in die beiden Geschlechter kommt. Bei den Pflanzen ist das nicht der Fall, weil es die verschiedenen Abstufungen der Sexualität gibt, wie sie im vorliegenden Fall durch weibliche, gynomonözische und zwitterige Pflanzen gegeben sind, wozu in anderen Fällen noch Gynodiözie, Andromonözie, Androdiözie und rein männlicher Charakter der Pflanze hinzukommen können.

Ich habe bei Besprechung der indifferenten Froschkulturen versucht, die Erscheinungen derselben mit den bisher gewonnenen

Resultaten der Heterochromosomenforschung in Einklang zu bringen und habe dabei die beiden Erklärungen der Geschlechtsbestimmung, zu denen diese Lehre geführt hat, herangezogen. In ihrer ursprünglichen Fassung verlegte die Heterochromosomenlehre die gesamte Geschlechtsbestimmung in das heterogametische Geschlecht. Indem die Männchen der Insekten zweierlei Spermatozoen bilden, die Weibchen nur einerlei Eier, ist die Geschlechtsbestimmung in den genauer bekannt gewordenen Fällen eine Funktion des Männchens. Erst später hat sich herausgestellt, dass auch die homogametischen Eier an der Geschlechtsbestimmung beteiligt sein können, indem sie aus inneren Ursachen eine Veränderung ihres Chromosomenbestandes (Rückbildung eines x-Chromosoms) erfahren, wodurch das homogametische Geschlecht die Fähigkeit gewinnt, sowohl Männchen als Weibchen zu erzeugen. Wir haben hier zwei ganz verschiedene Vorgänge, welche aber zu demselben Resultat führen. Im einen Fall handelt es sich, um bestimmte Namen einzuführen, um Geschlechtsbestimmung durch Reifeteilung, im anderen Fall um Geschlechtsbestimmung durch Chromosomenumbildung[14]).

Das Auffallende an den Züchtungsresultaten, zu denen sowohl Correns wie ich gekommen sind, ist nun darin gegeben, dass offenbar sowohl vom Männchen wie vom Weibchen geschlechtsbestimmende Einflüsse ausgehen, wie ich das an den Correns'schen Resultaten im einzelnen durchgeführt habe.

Ich habe nun oben versucht, diese merkwürdige Erscheinung dadurch zu erklären, dass ich die eine Wirkung auf heterogametische Beschaffenheit des einen Geschlechts (Geschlechtsbestimmung durch Reifeteilung), die andere auf sekundäre Chromosomenumwandlung des anderen Geschlechts zurückführte (Geschlechtsbestimmung durch Chromosomenumwandlung). Ich bin bei diesen Versuchen auf solche Schwierigkeiten gestoßen, dass ich es für ausgeschlossen halte, in weiterer Verfolgung derselben zum Ziel zu gelangen. Noch klarer würde dies aus den Resultaten hervorgehen, zu denen Correns gelangt ist. Wenn man versuchen wollte, sie in ähnlicher Weise vom Standpunkt der Heterochromosomenlehre zu interpretieren, würden sich noch größere Schwierigkeiten ergeben.

Die botanischen Untersuchungen sind aber noch nach einer zweiten Richtung hin von Wichtigkeit, als sie noch viel schöner als meine Froschexperimente erkennen lassen, dass die Art, in welcher bei der Geschlechtsbestimmung verschiedenerlei männliche Geschlechtszellen auf dasselbe Eimaterial wirken, in den vorliegenden

14) Ich möchte hier auf das Ungenaue des Worts „Geschlechtsbestimmung" hinweisen. Geschlechtsbestimmend wirkt ja ein homogametisches Weibchen auch, wenn es bei parthenogenetischer Fortpflanzung immer nur Weibchen erzeugt. Was im vorliegenden Fall gemeint ist, ist die Bestimmung, ob Männchen oder Weibchen aus dem Ei hervorgehen. Es wäre daher besser zu sagen „geschlechtsdifferenzierend".

Fällen genau die gleiche ist wie die Art, in welcher verschiedenerlei Eier auf dasselbe Samenmaterial wirken. Diese Ähnlichkeit in der Wirkungsweise der beiderlei Geschlechtszellen macht es unwahrscheinlich, dass die geschlechtsbestimmende Wirkung das eine Mal durch Heterogametie, das andere Mal durch Chromosomenumwandlung bedingt werde. Vielmehr werden wir dahin geführt, eine ähnliche Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen anzunehmen, ferner anzunehmen, dass der Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung bei den einzelnen weiblichen wie männlichen Geschlechtszellen, wie es auch Strasburger annimmt, mannigfach abgestuft ist. Je nachdem bei der Befruchtung männliche und weibliche Faktoren zusammentreffen, welche einander das Gleichgewicht halten, oder von denen der eine oder der andere überwiegt, werden intermediäre Formen in wechselnder Zahl, Männchen oder Weibchen entstehen.

Schluss.

Ich möchte den vorliegenden Versuch, eine Darstellung vom derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems zu geben, nicht abschließen, ohne einige zusammenfassende Bemerkungen hinzuzufügen.

Wir sind von der Tatsache ausgegangen, dass bei vielen Tieren eine heterogamete Beschaffenheit der Spermatozoen Ursache der Geschlechtsbestimmung ist und dass dieselbe durch die Reifeteilungen herbeigeführt wird. Es scheint aber auch bei manchen Arten vorzukommen — namentlich machen es manche Erscheinungen der geschlechtsbegrenzten Vererbung wahrscheinlich —, dass die Heterogametie eine Eigentümlichkeit der Eier ist. Heterogametie des einen Geschlechts, d. h. das Vorkommen von zweierlei Geschlechtszellen, Männchenerzeugender und Weibchenerzeugender, setzt Homogametie des anderen Geschlechts voraus, die Anwesenheit von einerlei Geschlechtszellen, welche bei Heterogametie des Weibchens männlich, bei Heterogametie des Männchens weiblich determiniert sein müssen. In allen Fällen, in denen diese Bedingungen erfüllt sind, resultiert das Sexualitätsverhältnis 50 : 50, vorausgesetzt, dass das homogamete Geschlecht rezessiv ist.

Die Geschlechtsbestimmung geht von einem bestimmten Chromosom aus, welches wir bei Homogametie des Weibchens x nennen wollen, bei Homogametie des Männchens aus später zu erläuternden Gründen nicht y, wie es in diesem Aufsatz bisher im Anschluss an eine vorhandene Terminologie geschehen ist, sondern z. Im homogameten Geschlecht ist das geschlechtsbestimmende Chromosom stets doppelt vorhanden. Das homogamete Weibchen ist, wenn wir alle übrigen Chromosomen unberücksichtigt lassen, xx, und erzeugt ausschließlich Eier von der Beschaffenheit x. Das zugehörige heterogamete Männchen ist dagegen x0, oder wenn dem x ein ihm nicht gleichwertiges Chromosom gegenübersteht, xy. Die Weibchen

erzeugenden Spermatozoen würden dann das x-Chromosom enthalten, die Männchen erzeugenden dagegen bei manchen Arten ein y-Chromosom, bei anderen gar kein Chromosom, also 0. In entsprechender Weise wäre das homogamete Männchen zz mit Spermatozoen von der ausschließlichen Beschaffenheit z, das zugehörige heterogamete Weibchen würde z0 sein, oder wenn hier das Männchen bestimmende z ebenfalls durch ein anderes Chromosom vertreten wäre, zv. Die Männchen bestimmenden Eier würden dann das z enthalten, die Weibchen erzeugenden entweder gar kein Chromosom oder ein v-Chromosom. — Wir müssen mit der Möglichkeit rechnen, dass die Anwesenheit der geschlechtsbestimmenden Chromosomen schwierig, vielleicht auch gar nicht durch die Beobachtung festgestellt werden kann. Diese Latenz kann dadurch bedingt sein, dass die Geschlechtschromosomen mit anderen Chromosomen verschmelzen oder in ihrem Aussehen sich von ihnen nicht unterscheiden.

Während die besprochenen Formeln, soweit sie sich auf Tiere mit heterogameten Männchen beziehen, auf Beobachtungen basieren, sind die die Heterogametie des Weibchens voraussetzenden Formeln zunächst noch hypothetischer Natur mit Ausnahme des einen durch die Seeigel repräsentierten Falles, in welchem das Männchen zz, das Weibchen zv ist[15]).

Nächst der Befruchtung ist der für die Geschlechtsbestimmung wichtigste Vorgang diejenige Reifeteilung, welche für das Geschlechtschromosom als Reduktionsteilung wirkt. Durch sie wird die Differenzierung in zweierlei Spermatozoen bei Heterogametie des Männchens, in zweierlei Eier bei Heterogametie des Weibchens herbeigeführt.

Das hier entworfene Grundschema der Geschlechtsbestimmung kann in der mannigfachsten Weise abgeändert werden, wie es zum Teil durch direkte Beobachtung erwiesen ist, zum Teil aus experimentellen Ergebnissen erschlossen werden muss. Die Möglichkeiten solcher Abänderungen sind zum Teil durch einen eigentümlichen Verlauf der Reifeteilungen gegeben. Bei heterogametischer Beschaffenheit des männlichen Geschlechts können die Männchen erzeugenden Spermatozoen zugrunde gehen (Aphiden, Hymenopteren, Nematoden), vielleicht auch in reziproker Weise die Weibchen erzeugenden (Pteropoden). Analoges kann bei der Richtungskörperbildung geschehen, wenn bei der Reifung heterogameter Eier der weibliche Chromosomenkomplex in den Richtungskörper gelangt. (So ist es vielleicht zu erklären, dass überreife Eier

15) Ganz neuerdings ist auch die weibliche Heterogametie der Echinoideen von Pinney und Tennent angezweifelt worden, welche für Heterogametie des männlichen Geschlechts eintreten.

der Frösche die Fähigkeit, Weibchen zu liefern, vollkommen verloren haben.) Durch einen eigentümlichen Verlauf der Reifeteilung wird es auch bewirkt, dass parthenogenetische Eier der Aphiden sich anstatt wie in den vorausgegangenen Generationen zu Weibchen auf einem bestimmten Stadium des Generationszyklus zu Männchen entwickeln.

Weitere Abänderungen des Sexualverhältnisses sind dadurch ermöglicht, dass während der embryonalen oder der postembryonalen Entwickelung eine Veränderung des Chromosomenbestandes eintreten kann. Das Ovar des *Rhabdonema*-Weibchens wird zu einer Zwitterdrüse, indem unter Verlust eines x-Chromosoms gewisse Geschlechtszellen zu Spermatogonien werden. Bei Pteropoden erfahren zwei Chromosome in einem Teil der Zellen der Geschlechtsdrüse eine Abminderung ihres Chromatingehalts und werden so Ursache, dass der Chromatinbestand, welcher anfänglich männliche Beschaffenheit besitzt, die weibliche Zusammensetzung erhält. Wir haben somit hier zwei Beispiele, in denen das eine Mal die männliche Konstitution des Chromatins zur weiblichen, das andere Mal die weibliche zur männlichen umgewandelt wird.

Die besprochenen Erscheinungen lassen erkennen, dass den Geschlechtschromosomen Faktoren übergeordnet sind, welche eine Veränderung derselben bewirken können. Diese Faktoren müssen im Protoplasma ihren Sitz haben; sie können sich hier aus verschiedenen Ursachen entwickeln. In den genannten Fällen entwickeln sie sich im Lauf des individuellen Lebens. Das Gleiche trifft zu, wenn Froschlarven, welche als Weibchen angelegt werden, im Verlauf der Entwickelung doch noch zu Männchen umgemodelt werden. Die das Geschlecht umformenden Faktoren können aber auch im Laufe einer Reihe aufeinanderfolgender Generationen sich entwickeln und allmählich ausschlaggebende Bedeutung gewinnen, wie die Aphiden und Daphniden lehren, deren parthenogenetische Fortpflanzung durch Geschlechtsgenerationen unterbrochen wird. Schließlich kann die Geschlechtsumbildung auch durch äußere Einwirkungen veranlasst werden. So haben wir gesehen, wie unter Einfluss parasitischer Kastration eine männliche Krabbe Eier entwickelt und umgekehrt ein weibliches *Melandryum* Antheren und Pollenmutterzellen erzeugt. Zu den geschlechtsumgestaltenden äußeren Einwirkungen gehören auch die Einflüsse der Temperatur. Am charakteristischsten ist die Kälteeinwirkung, welche bei Parthenogenesis den Eintritt der Geschlechtsgeneration beschleunigt und, wie es scheint, es auch zuwege bringt, dass die Zahl männlicher Froschlarven auf Kosten der weiblichen zunimmt.

Was nun die Veränderlichkeit der Geschlechtschromosomen anlangt, so scheint dieselbe in den einzelnen Abteilungen des Tier- und Pflanzenreichs sehr verschieden zu sein. In den meisten Fällen

scheint ja der Sexualcharakter der Geschlechtszellen festgefügt zu sein, so dass der durch die Entwickelung der Geschlechtszellen gegebene Mechanismus der Geschlechtsbestimmung sich allen äußeren Einwirkungen gegenüber mit Zähigkeit behauptet. Diese in vielen Fällen unzweifelhaft vorhandene Festigung des Sexualcharakters hat zu der Auffassung geführt, dass eine willkürliche Geschlechtsbestimmung unmöglich sei. Ich glaube, dass dieser Satz sich in der ihm häufig zuerteilten Allgemeinheit nicht wird aufrecht erhalten lassen, nicht einmal für die Wirbeltiere. In manchen Fällen wird, wie in den besprochenen Beispielen, eine metagame willkürliche Geschlechtsbestimmung sich ermöglichen lassen. Wo das nicht gelingt, wird es oft möglich sein, durch Beeinflussung der über das Geschlecht entscheidenden Reifeteilungen eine willkürliche Geschlechtsbestimmung zu erzielen.

Es erübrigt, noch einiges über die Natur der geschlechtsbestimmenden Faktoren zu sagen. Wir gehen dabei von dem aus dem Vorausgehenden sich ergebenden Satz aus, dass die unmittelbare Geschlechtsbestimmung vom Kern ausgeht, speziell von den Chromosomen desselben. Eine weitere Möglichkeit ist darin gegeben, dass außerhalb des Kerns entstehende Einflüsse den Kern modifizieren und dadurch mittelbar geschlechtsbestimmend wirken können. Die zur Geschlechtsbestimmung erforderlichen Unterschiede in den Chromosomen können entweder quantitativer oder qualitativer Natur sein.

In früheren Arbeiten hatte ich mich dafür ausgesprochen, dass die geschlechtsbestimmenden Unterschiede quantitativer Natur sind. Ausgehend von der Tatsache, dass männliche und weibliche Gameten sich in der gesamten Organismenwelt dadurch voneinander unterscheiden, dass bei gleicher Kerngröße die einen wenig, oft sogar minimale Quantitäten Protoplasma enthalten, die anderen enorm viel, habe ich vermutet, dass das männliche Geschlecht durch den relativen Reichtum an Kernsubstanz, durch eine zugunsten des Kerns modifizierte Kernplasmarelation, vom weiblichen unterschieden sei. In dieser Auffassung wurde ich durch mancherlei Erfahrungen befestigt, so z. B. durch die Erfahrung, dass niedere Temperaturen, welche erwiesenermaßen eine Vergrößerung des Kerns auf Kosten des Protoplasma bedingen, in nicht wenigen Fällen auch die Entwickelung des männlichen Geschlechts auf Kosten des weiblichen begünstigen. Die Schwierigkeiten, welche sich daraus ergeben, dass parthenogenetische Eier sich häufig mit der halben Chromosomenzahl entwickeln und trotzdem die Tendenz haben, Männchen zu liefern, suchte ich dadurch zu erklären, dass Inzucht (autogene Entwickelung) ähnlich der Kältewirkung im Lauf der Entwickelung eine Zunahme der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma herbeiführe. Die Abminderung des Chromatinbestandes der

Männchen erzeugenden Spermatozoen heterogametischer Insekten deutete ich als eine Annäherung an Parthenogenesis.

Für die quantitative Erklärung der in den geschlechtsbestimmenden Faktoren vorhandenen Unterschiede sind Boveri und vorübergehend Goldschmidt und Morgan eingetreten, freilich in ganz anderem Sinn als es von mir geschehen ist: es sei, wie die Befunde an Insekten lehren, das weibliche Geschlecht durch ein Plus an Chromatin ausgezeichnet. Durch diesen reicheren Chromatingehalt werde das intensivere Wachstum der Eier erklärt.

Die quantitativen Erklärungen der Sexualitätsunterschiede besitzen mancherlei Vorzüge; sie eröffnen uns Verständnis für die vielfältigen Abstufungen der Sexualitätstendenz, wie sie bei Pflanzen und Tieren vorkommen und von mir für die indifferenten Froschkulturen und an der Hand der Correns'schen Experimente auch für Pflanzen erläutert worden sind. Sie erleichtern auch das Verständnis für das Auftreten der sogen. sekundären Geschlechtscharaktere. Diese sind von zweierlei Natur. Manche sekundären Geschlechtscharaktere sind Folgeerscheinungen der Anwesenheit der Sexualdrüsen. Für sie sollte der Ausdruck „sekundäre Geschlechtscharaktere" reserviert bleiben. Sie entwickeln sich unter dem Einfluss der inneren Sekretion der Geschlechtsorgane, bleiben daher bei rechtzeitiger Kastration aus, können andererseits auch beim entgegengesetzten Geschlecht hervorgerufen werden, wenn man ihm Extrakte aus der Geschlechtsdrüse des einen Geschlechts einverleibt. So konnte Steinach bei kastrierten männlichen Ratten durch Transplantation von Ovarien es erzielen, dass der Penis rudimentär wie eine Clitoris wurde, dass die Tiere in der Entwickelung der Brustdrüsen, im Wachstum des Gesamtkörpers und des Skeletts und in der Beschaffenheit des Haarkleides weibliche Beschaffenheit annahmen.

Es gibt nun aber eine zweite Kategorie sekundärer Geschlechtscharaktere, für welche ich den Ausdruck „konkordante Geschlechtscharaktere" vorschlagen möchte; sie entwickeln sich unabhängig von den Geschlechtsdrüsen, aber in Harmonie mit denselben, offenbar weil Beschaffenheit der Geschlechtsdrüse und konkordante Geschlechtscharaktere beide in einem und demselben Ei entstehen und durch einen gemeinsamen Faktor, denselben Chromosomenkomplex bedingt sind. Sie entwickeln sich daher auch, wenn die betreffenden Tiere frühzeitig kastriert werden, ja auch dann, wenn man in die kastrierten Tiere die entgegengesetzte Geschlechtsdrüse transplantiert und glücklich zur Anheilung bringt, wie man bei jungen Schmetterlingsraupen in kastrierte Männchen Ovarien, in kastrierte Weibchen Hoden eingepflanzt hat ohne dadurch die konkordanten Geschlechtscharaktere zu verändern (Oudemans, Meisenheimer, Kopèc).

Die quantitative Erklärung der Sexualität bietet den Vorteil, das Auftreten dieser konkordanten Geschlechtscharaktere und die

Art ihrer Erblichkeit ohne weiteres verständlich zu machen. Denn sie fasst das Geschlecht nicht wie eine der vielen Hunderte und Tausende von Eigenschaften auf, wie sie vergleichbar einem Mosaik das Wesen eines Organismus ausmachen und an räumlich begrenzten Stellen zur Entfaltung kommen, sondern als eine Grundstimmung des gesamten Organismus, welche sich in allen Organen äußert und Ursache wird, dass sich dieselben in mehr oder minder differenter Weise nach der männlichen oder weiblichen Seite weiter entwickeln. In welchem Maße die Gesamtheit der Organisation durch das Geschlecht beeinflusst werden kann, lehren am schönsten die rudimentären Männchen der *Cirripedien*, des *Dinophilus* und vor allem von *Bonellia*, bei denen sich gewaltige Größenunterschiede mit ganz auffälligen Unterschieden in fast allen Organen paaren. Ich kann meine Auffassungsweise nicht besser verständlich machen, als durch den Vergleich mit einem Musikstück. Ich möchte dann die Eigenschaften eines Organismus mit den einzelnen Melodien und Passagen vergleichen, den Geschlechtscharakter dagegen mit der Tonart, in welcher ein Musikstück geschrieben ist.

Für die Erblichkeit der Geschlechtscharaktere ergeben sich aus der hier vorgetragenen Auffassung folgende Konsequenzen. Erblich würden die Geschlechtscharaktere als solche nicht sein; erblich wäre immer nur der mittlere Artcharakter. Für jedes Organ, mag es auch noch so sehr im männlichen und weiblichen Geschlecht verschieden sein, ist in der Erbmasse ein und derselbe Determinant oder Determinantenkomplex enthalten. Dass sich derselbe nach der weiblichen oder männlichen Seite weiter entwickelt, oft in so auffallender Weise, wie es für viele Säugetiere und Vögel bekannt ist, ist eine Folge des trophischen Zustandes der Gewebe, wie er durch den allgemeinen Sexualcharakter bestimmt wird. Es würde das etwas Ähnliches sein, wie die Entwickelung der Gallen bei Pflanzen; die Fähigkeit, sie zu bilden ist erblich; dass sie gebildet werden, hängt von einem sich hinzugesellenden Faktor ab, wie er durch das Eindringen des Parasiten gegeben wird. Aus dieser Auffassungsweise heraus bedarf eine seit Darwin's Zeiten viel erörterte Erscheinung keiner besonderen Erklärung; ich meine die Erscheinung, dass die männlichen Sexualcharaktere durch Vermittlung der Mutter auf die männliche Nachkommenschaft vererbt werden können, und umgekehrt die weiblichen Charaktere durch Vermittlung des Vaters auf die weiblichen Individuen.

Ich verkenne nun nicht, dass die quantitative Erklärung der Geschlechtsbestimmung auf vielerlei Schwierigkeiten stößt. Bei der Heterochromosomenforschung hat sich im allgemeinen herausgestellt, dass das Weibchen mehr Chromatin enthält als das Männchen (2 x-Chromosomen anstatt 1 x). Aber es gibt auch Ausnahmen. Bei manchen Orthopteren, bei denen ein y-Chromosom auftritt, soll

es vorkommen, dass das y-Chromosom mehr Maße enthält als die x-Chromosome (Payne); und bei Mollusken sollen sich anstatt der Spermatogonien Eier bilden, wenn ein Teil der Chromosomen eine Diminution erfährt (Zarnek). Es scheint somit beides vorzukommen, dass das männliche Geschlecht in manchen Fällen mehr, in anderen Fällen weniger Chromatin enthält als das weibliche.

Wir kommen nun zu der qualitativen Erklärung der Geschlechtsunterschiede. Diese stellt „Männlichkeit" und „Weiblichkeit" in gleiche Linie mit den vielen anderen Eigenschaften eines Organismus, wie z. B. Farbe der Haare, der Augen bei Tieren, der Blüten und Blätter bei Pflanzen etc.; sie kommt daher zum Resultat, dass die Geschlechter nach denselben Regeln, wie sie zuerst durch Mendel erkannt wurden, vererbt werden, oder, um mich der modernen Ausdrucksweise zu bedienen, dass sie „mendelnde Eigenschaften" sind. Wie man nun für jede Eigenschaft eine bestimmte „Erbeinheit" (Faktor, Determinant) annimmt, so geschieht es auch für die Geschlechter. Man spricht von einem weiblichen und einem männlichen Faktor, den man in die Berechnung der Erblichkeitsformeln einsetzen kann, wie die Faktoren für die übrigen Eigenschaften des Körpers. Die hiermit kurz charakterisierte Auffassung der Sexualität wurde schon vermutungsweise von Mendel ausgesprochen; sie ist unter den Erblichkeitsforschern zur herrschenden geworden. Viel hat hierzu beigetragen, dass es einen bestimmten Fall von Mendelvererbung gibt, bei welchem dasselbe Zahlenverhältnis der Formen (50 : 50) resultiert, welches wir oben mit großer Wahrscheinlichkeit als die der Geschlechtsverteilung zugrunde liegende, wenn auch im einzelnen vielfach durch sekundäre Momente abgeänderte Norm bezeichnet haben. Das Zahlenverhältnis kommt im Bereich der mendelistischen Vererbung zustande bei Monohybriden, bei Organismen, welche sich nur in bezug auf ein Merkmal unterscheiden oder wenigstens nur mit Rücksicht auf die Erblichkeit eines differenten Merkmals untereinander verglichen werden, wie es ja auch bei der Erblichkeit der Geschlechter der Fall ist. Eine weitere Voraussetzung für die Realisierung des Zahlenverhältnisses ist, dass von den zur Kreuzung verwandten Monohybriden der eine homozygot, der andere heterozygot ist. Demgemäß haben die Erblichkeitsforscher die Forderung aufgestellt, dass das eine bei der Befruchtung verwandte Geschlecht homozygot, das andere heterozygot sei[16]),

16) Bei Bastardierung von Monohybriden tritt Heterozygotie (dass derselbe Charakter in zwei verschiedenen Formen zugleich vorhanden ist) in der Regel bei der F^1-Generation zum erstenmal auf, d. h. in der ersten durch Bastardierung erhaltenen Generation. Bei der Geschlechtserklärung kommt selbstverständlich die F^1-Generation nicht in Frage. Es kommt aber auch vor, dass Heterozygotie spontan auftritt, indem das eine Merkmal eines Merkmalspaars ganz schwindet oder verändert wird. Wir müssen somit Bastardheterozygotie und spontane Heterozygotie („Heterozygotie durch Faktorenausfall") unterscheiden.

dass das eine Geschlecht den ihm zukommenden Geschlechtsfaktor (z. B. Weiblichkeit) doppelt enthält, das andere den ihm eigenen (Männlichkeit) und den ihm entgegengesetzten (Weiblichkeit) zugleich. Soll im letzteren Fall der eigene Faktor (Männlichkeit) allein zur Geltung kommen, so muss er über den anderen (Weiblichkeit) dominieren.

Bei der Darstellung der Heterochromosomenforschung haben wir gesehen, dass bei den Insekten das weibliche Geschlecht homogamet ist, indem es zwei x-Chromosomen enthält, das männliche Geschlecht dagegen heterogamet, indem das zweite x fehlt oder durch ein y ersetzt ist. Es lag nahe, Homogametie mit Mendel'scher Homozygotie und ebenso Heterogametie mit Heterozygotie zu identifizieren, zumal als es vorkommt, dass Homogametie durch Ausfall eines x sich in Heterogametie verwandelt, ebenso wie die spontane Heterozygotie aus Homozygotie entstehen kann (vergl. die Anm. 15). Bei der Durchführung dieses Gedankens stieß man jedoch auf große Schwierigkeiten. Wir würden genötigt sein, das x-Chromosom als „Weibchenbestimmer" aufzufassen und in entsprechender Weise das y-Chromosom als „Männchenbestimmer". Nun fehlt aber das y-Chromosom in der Mehrzahl der Fälle, ohne anderweitig vertreten zu sein. Die betreffenden Insektenmännchen wären somit Tiere, welche sich zu Männchen entwickelten, obwohl sie keinen Männchenbestimmer haben und trotzdem sie einen Weibchenbestimmer enthalten. Das wäre völlig paradox. Man hat viele Versuche gemacht, diese Schwierigkeit zu beseitigen; dieselben sind aber so unglücklich, dass ich auf ihre Darstellung verzichte. Will man die qualitative Geschlechtsbestimmung aufrecht erhalten, so müsste man den Männchen bestimmenden Faktor nicht im y-Chromosom, sondern irgendwo anders, z. B. im Bereich der übrigen Chromosomen suchen. Dann würde es aber wohl nötig sein, auch den Weibchen bestimmenden Faktor in entsprechender Weise anderweitig zu lokalisieren. Das x könnte dann nur den Wert eines Hilfsfaktors haben, welcher bei Verdoppelung dem weiblichen Faktor, in einfacher Zahl dem männlichen Faktor das Übergewicht verleiht. In diesen Erwägungen ist der Grund gegeben, weshalb ich es oben beanstandet habe, das das männliche Geschlecht bestimmende Chromosom y-Chromosom zu nennen und die Bezeichnung z vorgezogen habe.

Ist das Gesagte schon geeignet, um die Schwierigkeiten zu erläutern, welche der Übertragung der Mendel-Regeln auf das Sexualitätsproblem entgegenstehen, so werden wir durch einige weitere Erwägungen noch mehr zu einer zurückhaltenden Stellungnahme veranlasst. Ich komme dabei noch einmal auf diejenigen sekundären Geschlechtscharaktere, welche ich „konkordante" genannt habe, zurück.

Wie die mendelistische Erklärung der Geschlechtsvererbung bestimmte männliche und weibliche Determinanten annimmt, so

nimmt sie folgerichtig auch besondere Determinanten für die konkordanten Geschlechtscharaktere an. Es gilt nun zu erklären, wie die harmonische Vererbung des Geschlechts und der zugehörigen Geschlechtscharaktere zustande kommt. Man könnte in ähnlicher Weise, wie wir oben die geschlechtsbegrenzte Vererbung erklärt haben, daran denken, dass die Faktoren für die konkordanten Geschlechtscharaktere in dem Geschlechtschromosom (oder dem das Geschlecht aktivierenden Chromosom) eingeschlossen wären. Eine derartige Annahme würde auf keine Schwierigkeiten stoßen, so lange es sich um einige wenige Geschlechtscharaktere handelt. Aber wir haben oben Fälle (*Cirripedien*, *Dinophilus*, *Bonellia*) kennen gelernt, in denen das Männchen fast in jedem Organ mehr oder minder bedeutende Unterschiede im Vergleich zum Weibchen zeigt, in denen man somit annehmen müsste, dass sämtliche Erbeinheiten mit dem Geschlechtschromosom verbunden seien, eine Annahme, welche mit den Chromosomenbeobachtungen kaum vereinbar ist. Wahrscheinlich gilt dieser Einwand für die meisten tierischen Organismen. Denn wie ich schon oben angedeutet habe, bin ich der Ansicht, dass in jedem Organsystem Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern existieren. Nur hat man sich daran gewöhnt, von „sekundären Geschlechtscharakteren" nur dann zu sprechen, wenn die Unterschiede auffälliger Natur sind. Die Verschiedenheiten im Knochenbau, in der Muskulatur, in den geistigen Fähigkeiten und in vielem anderen, welche beim Menschen zwischen Mann und Frau existieren, sind sicherlich nicht ausschließlich sekundäre Geschlechtscharaktere in dem Sinn, wie ich oben den Begriff enger gefasst habe, sondern wohl zum größten Teil konkordante Geschlechtscharaktere.

Es ließen sich noch manche Schwierigkeiten geltend machen, welche der mendelistischen Erklärung der Geschlechtsvererbung entgegenstehen. Ich trage jedoch Bedenken, in einem Aufsatz, der vorwiegend der zusammenfassenden Darstellung des Tatsachenmaterials gewidmet ist, theoretischen Erwägungen allzu weiten Spielraum zu gewähren. Das entscheidende Wort werden ja doch methodische Beobachtung und experimentelle Forschung zu sprechen haben. Beide finden in der Neuzeit so ausgezeichnete Pflege, dass wir von ihnen die Lösung des schweren Problems in nicht allzuferner Zukunft erwarten dürfen.

Literatur.

v. Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliccti* (Arch. f. Zellf., 3. Bd., 1. u. 2. Heft, 1909).

Baltzer, F., Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* (Arch. f. Zellf., 2. Bd., 4. Heft, 1909).

Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1909.

Bayer, H., Befruchtung und Geschlechtsbildung, Straßburg 1904.

Beard, J., The determination of sex in animal development (Zool. Jahrb., Bd. 16, 1. Heft, 1902).

Boring, A. M., A small Chromosome in *Ascaris megalocephala* (Arch. f. Zellf., Bd. 4, 1909).

Börner, Eine monogr. Studie über Chermiden (Arb. a. d. k. biol. Anst. f. Land- u. Forstwissensch., Bd. VI, Heft 2, 1908).

Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus (Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F., Bd. XLI, 1911).

Ders., Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung (Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, Jahrg. 1908—1909).

Ders., Über „Geschlechtschromosomen" bei Nematoden (Arch. f. Zellf., 4. Bd., 1. Heft, 1909).

Brunelli, G., La spermatogenesi della *Tryxalis* (Mem. Acad. d. Linc. Roma 1910).

Ders., La spermatogenesi del „*Gryllus desertus*" Pall. (Richerche fatte nell. ist. d. anat. comp. Univ. d. Roma 1909).

Buchner, Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion (Arch. f. Zellf., 3. Bd., 3. Heft, 1909).

Bugnion, E., Les cellules sexuelles et la détermination du sexe (Bull. Soc. Vaud. sc. Nat., Bd. 66, 1910).

Castle, W. E., A Mendelian View of Sex-heredity (Science N. S., Bd. 29, 1909).

Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts (Berlin, 1907).

Ders., Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1908, Bd. XXVI a, Heft 9).

Ders., Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 1907).

Ders., Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit (ebenda Bd. 45, 1908).

Cuénot, Sur la détermination du sexe chez les animaux (Bull. scient. de la France et de la Belg., Bd. 32, 1899).

Doncaster, L. and G. H. Raynor, Sex inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its variety *lacticolor* (Report Evol. Comm. Bd. 4, 1908).

Doncaster, L., On the maturation of the unfertilised egg and the fate of the polar bodies in the *Tenthredinidae* (Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 49, 1906).

Ders., Gametogenesis of the Gall Fly *Neuroterus lenticularis* (Proc. Roy. Soc. London, Bd. 82, 1910).

Düsing, C., Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen (Jena, Zeitschr. Naturw., Bd. 19, 1886).

Edwards, C. L., The sex determining chromosomes in *Ascaris* (Arch. Zellf. Bd. 5, 1911).

Ders., The Sex-Chromosomes in *Ascaris felis* (Arch. f. Zellf, Bd. 7, 1911).

Emery, C., Considerazioni intorno alla regula del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api e in altri Imenotteri (Nota alla R. Acad. di Scienze di Bologna. 16 Gennaio 1910).

Enriques, P., La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori (Arch. Protistenk., Bd. 9, 1907).

Erlanger und Lauterborn, Über die ersten Entwickelungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (Zool. Anz., Bd. 20, 1897).

Federley, H., Vererbungsstudien an der Lepidopteren-Gattung *Pygaera* (Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol., 1911, 3. Heft).

Grassi, B., Ricerche sulle fillossere etc. eseguite nel R. Osservatorio antifillosserico di Fauglia etc. (Rendiconti dell'Acad. d. Lincei, 1. Sett. 1907).

Ders., Osservazioni intorno al fenomeno della rudimentazione nei filosserini (Rendiconti della R. Academia dei Lincei, vol. XIX, serie 5a).
Ders., Di alcune questioni d'indole generale collegantisi con lo studio delle filloserini (Rendic. d. R. Acad. d. Lincei, vol. XVIII, serie 5a).
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.
Ders., Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I. (Arch. f. Zellf., 1910).
Ders., Das Problem der Geschlechtsbestimmung (Die Umschau Nr. 11, 1910).
Ders., Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Münch mediz. Wochenschr. 1911.
Gulick, A., Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden (Arch. f. Zellf., Bd 6, 1911).
Gutherz, Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1911, Nr. 5).
Guyer, M. F., Nucleus and cytoplasma in heredity (The american Naturalist 1911).
Ders., The spermatogenesis of the domestic Guinea (Anat. Anz. Bd. XXXIV, 1909).
Ders., The spermatogenesis of the domestic chicken (Anat. Anz. Bd. XXXIV, 1909).
Ders., Accessory Chromosomes in Man (Biological Bull., Bd. 19, 1910).
Hartmann, M., Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem (Arch. f. Protistenk., Bd. 14, 1909).
Heape, Notes on the proportion of sexes in dogs (Proceed. of the Cambridge Philos. Society, Vol. XIV, Ps. II).
Ders., The proportion of sexes produced by whites and coloured people in Cuba (Philos. Transact. of the Royal Society of London. Series B, Vol. 200).
Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung (Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1905).
Ders., Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem (ebenda II, 1906; III, 1907).
Issakowitsch, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 69, 1906).
King, Helen, The sex ratio in hybrid rats (Biolog. Bulletin, Vol. XXI, Nr. 2, July 1911).
Dies., The effects of semi-spaying and semi-castration on the sex ratio of the albino rat. (Journ. of exper. Zool., Vol. 10, Nr. 4, May 1911).
Dies., Temperature as a factor in the determination of sex in Amphibians (Biolog. Bulletin, Vol. XVIII, Nr. 3, Febr. 1910).
Dies., Studies on sex-determination in Amphibians (Biolog. Bulletin, Vol. XX, Nr. 4, March 1911).
Kopeć, St., Experimentaluntersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen (Bull. Acad Sci. Cracovie 1908).
Ders., Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen (Arch. Entw.-Mech., Bd. 33, 1911).
Kuschakewitsch, S., Die Entwickelungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta* (Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2, 1910).
Lenhossek, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
Marchal, Élie et Émile, Recherches experimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques (Memoires couronnés publiés par la classe des sciences Acad. roy. d. Belgique, Bd. 1, 1906).
Dieselben, Aposporie et sexualité chez les Mousses (Bull. Acad. roy. Belgique, Classe des sciences 1907, Nr. 7).
Maupas, M., Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta* (C. R. Acad. Sc. d. Paris, Bd. 113, 1891).
de Meijere, J. C. H., Über getrennte Vererbung der Geschlechter (Biol. Centralbl., Bd. XXX, Nr. 6, März 1910).

Ders., Über Jakobson's Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio Memnon* L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale (Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungslehre, 1910, Bd. III, Heft 3).

Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909.

Ders., Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen (Zool. Anz., Bd. 35, 1910).

Ders, Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches (Zool. Anz., Bd. 38, 1911).

Meves, Fr., Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Arch. mikr. Anat., Bd. 70, 1907).

Montgomery, Th., The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes (Proceed. of the Acad. of Nat. Science of Philadelphia, Febr. 1905).

Ders., On morphological differences of the Chromosomes of *Ascaris megalocephala* (Arch. f. Zellf., 2. Bd., 1. Heft).

Ders., Are particular Chromosomes Sex Determinants (Biological Bull., Bd. 19, 1910).

Mordwilko, A., Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse (Biol. Centralbl., Bd. 27 u. 29, 1907, 1909).

Morgan, Th., The Chromosomes in the parthenogenetic and sexual eggs of *Phylloxerans* and *Aphids* (Proc. of the Society f. exp. Biol. and Med., Vol. 7, Nr. 5, 1910).

Ders., The origin of five mutations in eye color in *Drosophila* and their modes of inheritance (Science. N. S., Vol. XXXIII, Nr 849, Apr. 1911).

Ders., The origin of nine-wing mutations in *Drosophila* (Science, N. S., Vol. XXXIII, Nr. 847, March 1911).

Ders., The biological signification and control of sex (Science, N. S, Vol. XXV, Nr. 636, March 1907).

Ders., The method of inheritance of two sex-limited charakters in the same animal (Proceed. of the Soc. for exp. Biology and Med., Vol. 8, Nr. 1, Oct. 1910).

Ders., An alteration of the sex-ratio induced by hybridization (Proc. of the Soc. f. exp. Biol. and Med., Vol. 8, Nr. 3, Febr. 1911).

Ders., Is the female frog heterozygous in regard to sex- determination? (The amer. Naturalist, Vol. XLV, April 1911).

Ders., An attempt to analyze the constitution of the Chromosomes on the Basis of Sex-limited Inheritance in *Drosophila* (Journ. of exp. Zool., Vol. 11, Nr. 4, Nov. 1911).

Ders., A biological and cytological study of sex-determination in *Phylloxerans* and *Aphids* (Journ. of exp. Zool., Vol. VII, Nr. 2, Sept. 1909).

Ders., The reproduction of two kinds of spermatozoa in *Phylloxerans* etc. (Proc. of the Soc. f. exp. Biol. and Med., Vol. V, Nr. 3, 1908).

Morrill, Charles V., The Chromosomees in the Oogenesis, Fertilisation and Cleavage of Coreid Hemiptera (Biol. Bull., Bd. 19, 1910).

Noll, F., Versuche über Geschlechtsbestimmung bei diözischen Pflanzen (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn, Jahrg. 1907).

Nussbaum, M., Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta* (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 49).

Oudemans, J. Th., Falter aus kastrierten Raupen (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 12, 1899).

Papanicolau, G., Exper. Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse d. Daphniden (Biol. Centralbl., Bd. XXX, 1910).

Payne, F., On the Sexual Differences of the Chromosome Groups in *Galgulus oculatus* (Biol. Bull, Bd. 14).

Ders., Some New Types of Chromosome Distribution and their Relation to Sex (ebenda Bd. 16, 1909).

Ders., The Chromosomes of *Acholla multispinosa* (Biol. Bull., Bd. 17, March 1910).

Pflüger, E., Versuche der Befruchtung überreifer Eier (Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29).
Pinney, E., A Study of Chromosomes of *Hipponoë esculenta* and *Moira atropos* (Biol. Bull., Bd. 21, 1911).
Popoff, M., Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIX, Heft 3, 1908).
Potts, F. A., The modification of the sexual charakters of the Hermit Crab caused by the parasite *Peltogaster* (Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 50, 1906).
Prandtl, H., Die Konjugation von *Didinium nasutum* (Arch. f. Protistenk., Bd. 7, 1906).
Punett, On Nutrition and Sex Determination in Man (Proc. Cambr. Phil. Soc., Bd. 12, 1903).
Ders., Sex-determination in *Hydatina*, with some Remarks on Parthenogenesis (Proc. of the Royal Soc. B, Vol. 78, 1906).
Ders., On the alleged influence of lecithin upon the determination of sex in rabbits (Proc. of the Cambridge philos soc., Vol. XV, Pt. II).
Rauber, Der Überschuss an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung. Leipzig 1900.
Russo, A, Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechts. Jena 1909.
Schaudinn, F., Die Befruchtung der Protozoen (Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905).
Schleip, W., Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum nigr.* (Ber. Naturf. Gesellsch., Freiburg i./B., Bd. 29, 1911).
Ders., Das Verhalten des Chromatins bei *Angiostomum* (*Rhabdonema*) *nigrovenosum*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung (Arch. f. Zellf., Bd. 7, 1911).
Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 63, 1903).
Shearer, Cresswell, The problem of Sex determination in *Dinophilus gyrociliatus* (Journ. marine biol. Association, Bd. 9, 1911).
Shull, G. H., Reversible sex mutants in *Lychnis dioica* (The bot. gaz., Bd. 52, 1911).
Shull, A. Fr., Studies in the Life-Cycle of *Hydatina senta* (Journ. Exp. Zool., Bd. 8 u. 10, 1910, 1911).
Smith, J., Studies in the experimental Analysis of Sex (Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 50, 55, 56, 57, 1910, 1911).
Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen (Zentralb. f. Physiol., Bd. XXIV, Nr. 13).
Ders., Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Arch. ges. Physiol. Bd 144.
Stevens, N. M., A study of the germ-cells of certain *Diptera* with reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis (Journ. Exp. Zool., Bd. 5, 1908).
Dies., An unequal pair of Heterochromosomes in *Forficula* (Journ. Exp. Zool., Bd. 8, 1910).
Dies., The Chromosomes in *Diabrotica vittata*, etc. (Journ. Exp. Zool., Bd. 5, Nr. 4, 1908).
Dies., A note on reduction in the Maturation of male eggs in *Aphis* (Biol. Bull., Bd. 18, 1910).
Dies., The Chromosomes in the germ-cells of Culex (Journ. Exp. Zool., Bd. 8, 1910).
Dies., Further studies on Heterochromosomes in Mosquitoes (Biol. Bull., Vol. 20, 1911).
Dies., Heterochromosomes in the Guinea-Pig. (Biol. Bull., Bd. 21, 1911).
Strasburger, E., Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900).
Ders., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, Heft 4).

Ders., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 47, 1909).
Ders., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena, Fischer, 1909.
Ders., Die geschlechtsbestimmenden Ursachen (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 48, 1910).
Ders, Chromosomenzahl. Jena, G. Fischer, 1910.
Tennent, D. H., A Heterochromosome of Male Origin in *Echinoids* (Biol. Bull., Bd. 21, 1911).
Wilson, E. B., Studies on Chromosomes (I—VI Journ. Exper. Zool., Bd. 2, 3, 6, 9, VII Journ. Morph., Bd. 22, 1905—1911).
Ders., The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex. Science, N. S., Bd. 22, 1905).
Ders, A New Theory of Sex-Production (ebenda Bd. 23, 1906).
Ders., Recent Researches on the Determination and Heredity of Sex (ebenda Bd. 27, 1909).
Ders., The Sex Chromosomes (Arch. Mikr. Anat., Bd. 76, 1911).
Woltereck, R., Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden (Internat. Revue d. Hydrobiologie, Bd. IV, 1911).
Zarnik, B., Über den Chromosomenzyklus bei Pteropoden (Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1911).

Berichtigung: Auf Seite 10, Heft 1, Zeile 12—14 von oben sind durch ein Versehen die Bezeichnungen Männchen und Weibchen vertauscht. Der Satz muss heißen: „dass Befruchtung mit Spermatozoen, welche das x-Chromosom enthalten, Weibchen liefert, Befruchtung mit Spermatozoen, welche das x-Chromosom nicht enthalten, Männchen."

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

K. b. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

PAGINATION

SKIPS

Das

Biologische Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen

hat den Zweck, die Fortschritte der biologischen Wissenschaften zusammenzufassen und den Vertretern der Einzelgebiete die Kenntnisnahme der Leistungen auf den Nachbargebieten zu ermöglichen. Ohne nach Vollständigkeit zu streben, welche ja doch nicht zu erreichen sein würde, sollen doch alle wichtigen und hervorragenden Forschungen, besonders aber diejenigen, welche ein allgemeineres Interesse haben, ausführlicher berücksichtigt werden. Zur Erreichung dieses Ziels enthält das Blatt:

1) Original-Mitteilungen, besonders Berichte über Forschungsresultate, welche ein allgemeineres Interesse über den Kreis der engeren Fachgenossenschaft hinaus beanspruchen können.

2) Referate, welche den Inhalt anderweitig veröffentlichter gelehrter Arbeiten in knapper, aber verständlicher Weise wiedergeben. Besonders auch Selbstanzeigen, in denen die Herren Gelehrten von ihren an anderen Stellen erschienenen Arbeiten, soweit sie in das Gebiet unsres Blattes gehören, sachlich gehaltene Auszüge liefern.

3) Zusammenfassende Übersichten. Während die Referate einzelne Arbeiten behandeln, wird über wichtigere Fortschritte der Wissenschaft in besondern, zusammenfassenden Übersichten Bericht erstattet, wo nötig unter Rücksichtnahme auf frühere Erscheinungen der Literatur, um so die dauernden Bereicherungen unsres Wissens, gesondert von der Spreu der nur vorübergehend geltenden Einzelbeobachtung, festzustellen und den Boden kennen zu lehren, auf welchen neue Bestrebungen mit Aussicht auf Erfolg sich stützen können.

4) Endlich füllen Besprechungen von Büchern, bibliographische Nachweise und kürzere Notizen die in den vorerwähnten Abschnitten gebliebenen Lücken so viel als möglich aus und ergänzen dieselben.

Ausser den Hauptfächern der biologischen Naturwissenschaften (Botanik, Zoologie, Anatomie und Physiologie) mit ihren Nebenfächern (Entwickelungsgeschichte, Paläontologie u. s. w.) finden auch die Ergebnisse andrer Wissenschaften Berücksichtigung, soweit sie ein biologisches Interesse haben, somit alles was imstande ist, die wissenschaftliche Erkenntnis der Lebenserscheinungen zu fördern und zu vertiefen.

Das Centralblatt erscheint in Nummern von je 2 Bogen, von denen 24 einen Band bilden. In der Regel werden in jedem Monat 2 Nummern ausgegeben.

Preis des Bandes 20 Mark. Bestellungen nimmt sowohl die Verlagshandlung wie jede Buchhandlung oder Postanstalt entgegen.

K. B. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn, Erlangen.